



IMPERIAL INSTITUTE  
OF  
AGRICULTURAL RESEARCH, PUSA.







# GENETICA



# Genetica

**Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer**

REDACTIE

DR. J. P. LOTSY EN DR. H. N. KOOIMAN

ACHTSTE DEEL



'S-GRAVENHAGL  
MARTINUS NIJHOFF  
1926



## INHOUD

### VERHANDELINGEN

ALLAN, H. H., The F <sub>1</sub> progeny resulting from crossing <i>Coprosma propinqua</i> ♀ with <i>C. robusta</i> ♂ (with 1 illustration) . . . . .	155
ALLAN, H. H., Illustrations of wild hybrids in the New Zealand flora II (with 5 illustrations) . . . . .	369
ALLAN, H. H., Illustrations of wild hybrids in the New Zealand flora III (with 8 illustrations) . . . . .	525
ALLAN, H. H., G. SIMPSON a. J. S. THOMPSON, A wild hybrid <i>Hebe</i> community in New Zealand (with 1 text-illustration and 2 plates) . . . . .	375
BOL, C. J. A. C., Genetische analyse van kleuren, veerpatronen, tinten en afteekeningen bij postduiven (met 28 afbeeldingen) . . . . .	45
COCKAYNE, L., a. E. ARKINSON, On the New Zealand wild hybrids of <i>Nothofagus</i> (with 126 illustrations) . . . . .	1
GAISER, L. O., A list of chromosome numbers in angiosperms . . . . .	401
GODDIJN, W. A., Kweekproeven met eenjarige vormen binnen Linné's soort <i>Hyoscyamus niger</i> (met 51 afbeeldingen en een gekleurde plaat) . . . . .	161
HARLAND, S. C., J. C. HAIGH a. J. L. LOCHRIE, On a progressive variation with age of a simple mendelian ratio in the cowpea (with 1 diagram) . . . . .	507
HEYL, W. M., a. H. UTTIEN, Some observations on the heredity of the leaf-form in <i>Chelidonium majus</i> L. (with 2 illustrations) . . . . .	389
ILTIS, H., Gregor Mendels Selbstbiographie (mit einem Faksimile) . . . . .	329
KOOIMAN, H. N., Mutation und Rückmutation, oder Spaltung? (mit 1 Fig.) . . . . .	543
LOTSY, J. P., Has Winge proved that <i>Erophila</i> is not apogamous? (with 5 illustrations) . . . . .	335

MOL, W. E. DE, The nucleolar globules regarded as bearers of stimulating or finishing materials of the genes . . . . .	537
SIRKS, M. J., Further data on the self- and cross-incompatibility of <i>Verbascum phoeniceum</i> . . . . .	345
SIRKS, M. J., Mendelian factors in <i>Datura</i> . I. Certation. (with 1 illustration) . . . . .	485
SIRKS, M. J., Mendelian factors in <i>Datura</i> . II. The bronze factor.	518
TAMMES, T., Dominanzwechsel bei <i>Dianthus barbatus</i> (mit 1 Fig.)	513
TJEBBES, K., Dr. Vriesendorp's theorieën over de kleuren bij hoenders . . . . .	501

## BOEKBESPREKINGEN

(bladz. 397—400)

- HERWERDEN, M. A. VAN, Erfelijkheid bij den mensch en eugenetiek, door H. N. KOOIMAN
- JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre, door H. N. KOOIMAN
- SCHFIDT, W., Familienbuch, Anleitungen und Vordrucke zur Herstellung einer Familiengeschichte, door H. N. KOOIMAN
- SCOTT, D. H., De evolutie der planten, vertaald door H. A. A. VAN DER LEK, door H. N. KOOIMAN.

# ON THE NEW ZEALAND WILD HYBRIDS OF NOTHOFAGUS

By L. COCKAYNE and ESMOND ATKINSON

## CONTENTS

I. INTRODUCTORY. . . . .	2
II. THE WILD HYBRIDS . . . . .	5
<i>a. Reasons for assuming hybrid origins . . . . .</i>	5
<i>b. The parent species, their forms and special characters . . . . .</i>	6
<i>c. The relative importance in hybridism of the different parental characters . . . . .</i>	8
<i>d. The occurrence of wild hybrids . . . . .</i>	10
<i>e. Classification and polymorphy of Nothofagus hybrids . . . . .</i>	11
1 <i>Nothofagus Solandri</i> $\times$ <i>truncata</i> . . . . .	11
$\alpha$ . Class with large leaves . . . . .	12
$\beta$ . Class with medium or small leaves . . . . .	12
2 <i>Nothofagus cliffortioides</i> $\times$ <i>fusca</i> . . . . .	13
$\alpha$ . Class with fairly large, finely-toothed thin leaves exhibiting a strong " <i>fusca</i> " relationship . . . . .	14
$\beta$ . Class with medium-sized or rather small, thick, entire or toothed leaves exhibiting a strong " <i>cliffortioides</i> " relationship . . . . .	14
$\gamma$ . Class with usually entire leaves of " <i>cliffortioides</i> " shape and size but with fulvous not white tomentum. . . . .	15
$\delta$ . Class with more or less glossy, rather thin, glabrous leaves generally with a wavy margin. . . . .	15
$\epsilon$ . Class with very small, toothed leaves . . . . .	16
$\zeta$ . Class with leaves like those of <i>N. cliffortioides</i> but larger. . . . .	16
3. Hybrids between the species with	



similar forms of leaves ( <i>Nothofagus fusca</i> × <i>truncata</i> and <i>N. cliffortioides</i> × <i>Solandri</i> ). . . . .	16
4. Seedling and juvenile forms and re- version-shoots. . . . .	17
5. The coming in of new characters through hybridization. . . . .	19
III. SUMMARY. . . . .	20
IV. LIST OF LITERATURE. . . . .	22
V. EXPLANATION OF THE FIGURES . . . . .	24—42

## I. INTRODUCTORY

The genus *Nothofagus* — the representative of *Fagus* in the Southern Hemisphere — consists in New Zealand of the following five species: *N. Menziesii*, *N. fusca*, *N. truncata*, *N. Solandri* and *N. cliffortioides*. All are forest trees — the first three tall and massive, *N. Solandri* of smaller dimensions but still a large tree, and *N. cliffortioides* usually much smaller — which, pure or combined, form extensive forests. These originally extended almost continuously up to the timber-line through more than eight degrees of latitude, and situated for the most part on the montane and subalpine slopes of the high mountains of North and South Islands where the climate favours forest.

The species may be distinguished by the leaves alone — a most satisfactory matter for the rapid recognition of hybrids. Taxonomically they fall into two groups, the one consisting of *N. Menziesii*, *N. fusca* and *N. truncata* distinguished by their toothed leaves (bicrenate in *N. Menziesii* — fig. 1 p. 25), coarsely and sharply serrate in *N. fusca* (fig. 2), the serrations more numerous and blunt in *N. truncata* (fig. 3), and the other consisting of *N. Solandri* and *N. cliffortioides*, the leaves of both being similar, but in *N. Solandri* the leaf-base is cuneate (fig. 4) and in *N. cliffortioides* it is unequally rounded, subcordate, or subtruncate (fig. 5).

Besides those individuals whose leaves place them at once in their respective species there are frequently others which do not conform in the least to the specific requirements. This difficulty was met, in part, by T. KIRK — the first taxonomist to deal critically with the New Zealand species (1885: 298) — invoking that convenient explanation — “variation”. Thus he writes (1889: 179) that the leaves of *N. fusca* “vary greatly in shape”, that they may be “acute or obtuse or that the midrib may be prolonged beyond the apex forming a small point or

apiculus", and further "rarely may the teeth be obtuse or reduced to small marginal indentations". Then he speaks of "entire-leaved forms" and "toothless forms" and considers that *Nothofagus apiculata* — a very doubtful species apparently based by its author (COLENSO) on specimens taken from one tree — would best be treated as a "strongly-marked variety" of *N. fusca* and KIRK goes equally far on the seductive path of "variation" when he describes his varieties *dubia* (fig. 6) and *obsoleta* as his plate 91 shows.

CHEESEMAN (1906: 641), contrary to KIRK's treatment of the species gives no hint of any particular polymorphy in *Nothofagus fusca*, but he admitted HOOKER's var. *Colensi* to which he also reduced COLENSO's *Fagus* (*Nothofagus*) *truncata*. But CHEESEMAN's view of the limitation of *N. fusca* was based chiefly upon his uniting KIRK's vars. *dubia* and *obsoleta* — two very different plants — into one variety which he called "*dubia*" and placing this along with *N. apiculata*. In short, CHEESEMAN, using the artificial or herbarium method of taxonomy, made KIRK's variable "*N. fusca*" "invariable" and COLENSO's "invariable" *N. apiculata* "variable"!

The above recognition of considerable polymorphy in the New Zealand *Nothofagi* was not nearly sufficient to find a place for all so-called "aberrant forms" in the recognized species. T. KIRK got over this difficulty by establishing (1885: 297, 298) his *Fagus* (*Nothofagus*) *Blairii* (fig. 7) including in his definition of the species, not a constant group of individuals but a heterogeneous mixture of plants growing in two widely-separated botanical districts. Later, he added plants from several other districts to his species further increasing the diversity of its members, but of polymorphy he said nothing. CHEESEMAN, however (1906: 642) remarked that *N. Blairii* was "an imperfectly known plant" and he refers to specimens which he had seen that agreed with *N. Blairii* in "the thick fulvous pubescence on the undersurface of the leaves" but that these were „obscurely toothed or sinuate", i. e. he had specimens partly with „*Blairii*" and partly with „*fusca*" characters (fig. 8).

Though all New Zealand field-botanists were confident that they could recognize *N. fusca* or *N. Menziesii* at a glance, and that the entire leaved forms with white tomentum were either *N. cliffortioides* or *N. Solandri* — but which was frequently a puzzle —, they never felt to be on firm ground when trees of the „*apiculata*" or „*Blairii*" character were encountered; in fact, *N. Blairii* and *N. apiculata* taken together

became a mere dumping-ground for those forms which did not fit into any of the readily-recognizable species. In short, these two species were „variable” and that convenient cloak for ignorance explained away all difficulties as it has so often done before.

Personally we were not at all satisfied with this facile explanation and this was plainly set forth by the senior author, when he wrote (1917: 74) „It may quite well be that all ‚intermediates’ which are not microspecies are merely hybrids between these latter or between the hybrids themselves.” As for *Nothofagus* the same author, when preparing the index for his book „*The Vegetation of New Zealand*”, indicated *N. apiculata* as a hybrid.

It was not, however, until April 1921 that the hybrid nature of the puzzling forms of *Nothofagus* was clearly revealed through the accidental discovery by the senior author (1921: 353) near ELFIN BAY, LAKE WAKATIPU (Fiord Botanical District) of a surprising variety of forms amongst certain young saplings which grew thickly in the burnt forest where regeneration was in progress. So numerous were the forms in one spot that in a few minutes dozens more or less distinct were collected of which figs. 9 to 32 (p. 27) give some idea. This led to a rapid examination of trees in the neighbourhood with the result that, though the larger part could be referred to *Nothofagus fusca* or *N. cliffortioides*, many distinct forms, up to that time unknown, were observed, and in one group of trees there were far more of such than of either species.

The above state of affairs suggested that hybridism between *N. cliffortioides* and *N. fusca* was almost certainly the cause of this polymorphy and, that in any forest where these species grew in close proximity, or where *N. Solandri* — so nearly related to *N. cliffortioides* — were present, hybrids would occur. Subsequent investigations, carried out in part by the senior author under the auspices of the State Forest Service for more than three years in portions of the *Nothofagus* forests throughout almost their whole latitudinal and vertical range have amply confirmed the above supposition, so that one or other of us has collected and noted hundreds of what we consider hybrid *Nothofagi* and we know of no forest where the parents occur that hybrids are absent.

On the other hand in one or two localities an apparent hybrid has been collected where only the one parent was present. This we consider is no valid objection to the hybrid theory. Leaving out of consideration

the quite likely explanation that the supposed missing parent had been overlooked — a most likely occurrence — there are various reasons why the parents — one or both — might well be expected to be absent. Thus many of the adult hybrids are hundreds of years old. What the actual composition of the forest was at the time they were seedlings no one can say. Few facts are shown more clearly by ecological studies in New Zealand than that forests of definite floristic composition are not stable elements of the vegetation; on the contrary, they are in a constant state of change — quite rapid, at times, as on mount Egmont where the originally epiphytic *Metrosideros robusta* is replacing its host *Dacrydium cupressinum*. The present *Weinmannia-Dacrydium* forest of Stewart Island some hundreds of years ago must have contained abundance of *Podocarpus spicatus*, a tree almost unknown on the island (L. COCKAYNE 1909: 33, 34), but the original abundance of which is made manifest in the old trunks embraced by the base of the trunk (roots originally) of the *Weinmannia* (Op. cit. fig. 10). In the case of the *Nothofagi* themselves there is every transition from subtropical rain-forest, containing only a few *Nothofagus* trees far-distant from one another, to pure *Nothofagus* forest of only one species. Then on the hills abutting on the Canterbury Plain, though there are fine forests of pure *N. cliffortioides* or, in a few places *N. Solandri*, *N. fusca* is confined to one small area (Mount Grey and its vicinity) where it is in company with *N. Solandri*, *N. cliffortioides* and a few hybrids. Finally, near Lake Wakatipu in a small piece of forest hybrids are in the ascendancy and in course of time might easily be the sole representatives of the genus at that place.

## II. THE WILD HYBRIDS

### a. *Reasons for assuming hybrid origins*

First of all it must be made quite clear that our belief in hybrid *Nothofagi* is based entirely on field observations. Such observations have shown beyond a shadow of doubt that: 1) where there is seen, again and again, in different localities one species only or one of its varieties growing as a pure community, the individuals resemble one another except for those slight individual differences always to be met with in a reputedly-pure population; but 2) where there is seen, again and again perhaps in localities far from one another individuals of two such

pure races growing in close proximity then forms in which the characters of these races are combined are always present. An interesting and crucial case, where a species foreign to a vast forest is present in a very few places, is to be seen in the Waimakariri National Park (eastern part of the Western Botanical District—South Island). There the forest is virtually made up of pure *Nothofagus cliffortioides*. But in a few spots *N. fusca* is present and there intermediate forms are at once met with.

The hybrids themselves may be generally recognized by the following criteria: 1) they exhibit characters modified, unmodified or combined, peculiar to the one parent or the other; 2) they show great dissimilarity amongst themselves—a result of many combinations of parental characters; 3) graduated series of forms occur between the one parent and the other; 4) the seedlings beneath hybrid trees show great diversity (figs. 9 to 32); 5) juvenile plants exhibit a greater degree of polymorphy than adults in their vicinity.

Though hybrids intermediate in character between the parents are readily recognized, those coming close to either parent in some cases cannot be identified with certainty; in fact, some must come so close to the parent that identification is impossible (fig. 33). Difficulty in identification is increased through the epharmonic plasticity of the species. Thus the white tomentum on the undersurface of the leaves of *N. cliffortioides* and *N. Solandri* depends upon the degree of exposure to sun and wind; trees of *N. fusca* or *N. truncata* growing exposed to bright sunshine and high wind have leaves resembling those of the periphery of the crown of tall trees in the forest, but such leaves are strikingly unlike those of the same tree below, especially in their smaller size, much smaller teeth (figs. 34, 35); altitude, the nature of the soil and so on greatly affect the growth-form; finally, it is not known for certain whether the species are simple or whether they consist of more than one jordanon. False conclusions regarding hybrid origins may thus readily be made, but, as will be seen when dealing with the hybrids themselves, such mistakes should be rare.

#### b. *The parent species, their forms and special characters*

So far as we have observed, and careful search has been made in many localities by ourselves and others, no certain hybrid has been

seen with *Nothofagus Menziesii* as one of the parents. The very distinct more or less rhomboid leaves and their bicrenate margins place the species in a category by itself, so far as the New Zealand species go, and, were it concerned in hybridization, its influence would be most marked. Certainly, there are various forms (probably jordanons) of the species (figs. 1 and 36 to 43) and such may cross and possibly this may account for the diversity as the above figures show.

The remaining four species apparently all cross, but such crosses are only strongly marked when either of the serrate forms crosses with either of the entire-leaved forms. It is these latter hybrids which are self-evident and which are the special theme of this paper.

*Nothofagus fusca* is possibly a group of closely-related jordanons together with their hybrids. But individuals belonging to this species, even if it is a compound one, are readily recognized by their large (for the genus) leaves with their coarsely, sharply-toothed margins (figs. 2, 44, 45).

*Nothofagus truncata* — also possibly a compound species — though closely allied to *N. fusca* is easily distinguished by its more numerous, shorter teeth, with blunt apices (figs. 3, 46, 47, 48); its wood is harder than that of *N. fusca* and the bark different. As it is essentially a tree of the lowland and lower montane belts its crosses are generally made with *N. Solandri*, a tree of about the same vertical range.

*N. Solandri* is probably a compound species (figs. 4, 50). It has been confused by all authors with *N. cliffortioides* and we confess that until our close study of *Nothofagus* hybrids, we could not recognize for certain individuals of the two species. In any case, it is surprising that taxonomists who believed in „variable species” should have kept the two separate and not constituted a compound species with two varieties. But two species or not from the standpoint of hybridizing, the differences in the leaf-base are excellent contrasting characters. *N. Solandri*, as compared with *N. cliffortioides* is a far taller, more massive tree and its timber is much more durable.

*Nothofagus cliffortioides* may be a compound species, but its striking epharmonic plasticity, both in its growth-form and the characters of the leaves, make it difficult to decide as to the status of many individuals. Its leaves differ from those of *N. Solandri* in the irregularly rounded, subcordate or subtruncate base, their generally ovate form and acute apex (figs. 53 to 58).

c. *The relative importance in hybridism of the different parental characters*

There is no need to furnish a detailed diagnosis of each species, but the following table should suffice to show at a glance the really important characters, so far as the leaf is concerned, of the species taking part in hybridism.

Leaf-characters	<i>N. fusca</i>	<i>N. truncata</i>	<i>N. Solandri</i>	<i>N. cliffortioides</i>
1. Shape	Broadly ovate to ovate-oblong	Broadly-ovate	Linear-oblong to oblong	Ovate to ovate-orbicular
2. Size	$\pm 2.5$ cm. long	$\pm 2.3$ cm. long	$\pm 1.8$ cm. long	$\pm 1.5$ cm. long
3. Colour	Bright green	Slightly whitish green	Dark green	Dark green
4. Texture	Thin	Slightly coriaceous	Coriaceous	Coriaceous
5. Base	Cuneate	Cuneate or triangular cuneate	Cuneate	Irregularly rounded, subcordate, subtruncate
6. Apex	Obtuse or rounded	Strongly rounded	Obtuse	Acute or subacute
7. Margin	Coarsely and sharply serrate	Evenly and bluntly serrate with small serrations	Entire	Entire
8. Venation	Distinct	Distinct	More or less obscure	More or less obscure
9. Hairiness	With a few fuscous hairs		White tomentose beneath	White tomentose beneath

Limiting, in this place, the discussion to the hybrids between the toothed-leaved and entire-leaved species, and taking the characters in the order given in the above table, *shape of leaf* is not of much moment but *Nothofagus fusca* or *N. truncata* adds breadth (figs, 78, 91).

*Size of leaf* is of considerable value, since it may decide whether a leaf resembling in other essentials that of an entire-leaved species is a hybrid. Thus fig. 60 is probably the leaf of a hybrid and not an extra large leaf of *N. cliffortioides*. Generally with increase of size will go additional breadth.

Colour as indicated in the table means little, but the juvenile leaves of *N. fusca* are more or less reddish and this colour appears in the leaves of many juvenile plants of *N. cliffortioides*  $\times$  *fusca*.

Texture is not usually of much importance, yet the influence of *N. fusca* is betrayed in the leaves of certain hybrids which otherwise resemble mainly *N. cliffortioides* in appearance.

The form of the base is quite important and if not cuneate speaks strongly of *N. cliffortioides* being one of the parents (figs. 77, 84, 114).

The shape of the apex by itself tells little, but when considered in regard to other characters it is useful in helping to secure a decision, and so too with shape, size and colour.

Evidently as the leaf-margin of either parent is altogether different — *strongly toothed in the one, entire in the other* — its character is all-important in the hybrids. Taxonomy had noted trees with partially toothed leaves and T. KIRK created his vars. *dubia* (fig. 6) and *obsoleta* of *N. fusca*. for their reception. Had he paid more attention to *Nothofagus*, as it grew wild, he could not have failed to observe that there were trees everywhere having leaves with but one tooth to those agreeing with *N. fusca* or *N. truncata*. Yet he writes „rarely the teeth may be obtuse [they are obtuse in the common, widely spread *N. truncata*] or reduced to slight marginal indentations” (loc. cit.: 179). Even CHEESEMAM (1925: 375) only cites for var. *dubia* the neighbourhood of WELLINGTON, the Tararua Mountains and one locality in South Island, but he had never collected it himself. So vital in coming to a just conclusion regarding certain doubtful hybrids is the condition of the margin that even its possession of occasionally one obscure tooth on the leaves of a tree proves that tree to be of hybrid origin, even if all the other characters be pure „*Solandri*” or „*cliffortioides*”. In the case of seedlings it is still more difficult to decide whether they are those of hybrids or one or other of the species, and the presence of a tooth or two and its nature may give a certain clue (fig. 18).

The distinctness of the venation is an important point. When in an entire-leaved plant the venation is distinct, then „*fusca*” or „*truncata*” parentage is plainly indicated (figs. 7. 106), and the reverse holds good for toothed-leaved specimens.

The degree of hairiness and its colour are of considerable moment. Lack of white tomentum in itself is no indication that a leaf is not that of pure *N. Solandri* or *N. cliffortioides*, since the presence or absence of



tomentum depends upon the relative intensity of light to which the leaf is exposed. On the other hand, the colour of hairs or tomentum is an important character since the few fuscous hairs of *N. fusca* are reflected in the fulvous tomentum of many forms of *N. cliffortioides*  $\times$  *fusca*, a few of which constitute *N. Blairii* T. KIRK. How very little CHEESEMAN knew about this so-called „species” is shown by the fact that from two localities only had he seen authentic specimens (1925: 376), though he cites more, but based only on the word of others. CHEESEMAN, however, became fully convinced of the hybrid nature of many forms of *Nothofagus* a year or two before his death, and he invited the senior author to express his views on the matter in the Manual of the New Zealand Flora, ed. 2 (see pp. 373, 374).

#### d. *The occurrence of wild hybrids*

There are many areas of *Nothofagus* forest where only one species of that genus occurs. On such, with the trifling exceptions already discussed, no hybrids are present, but there is a certain amount of polymorphy due to epharmony and probably also to the presence of more than one jordanon.

Forests where only *N. Menziesii* (dominant) and *N. cliffortioides* occur are common in parts of the South Otago and Fiord Botanical Districts but, though the last-named may be distributed throughout the community, hybrids between them are absent. On the other hand, in many Fiord forest areas, as also elsewhere, there are pure associations of *N. fusca*, and where such merge into the general forest-mass and encounter *N. cliffortioides*, hybrids are at once met with. In some localities such hybrids are extremely numerous and may number more than the species. Many are adult trees, several hundred years old, but where the light-conditions are favourable there will be an abundance of seedling and sapling hybrids. Presumably the greater part of these are from self-pollinated hybrid trees, but where pollen is so readily distributed by the wind as in *Nothofagus*, cross-pollination must also occur. Nevertheless, it is not impossible that in course of time there may be a good deal of inbreeding from the progeny of an individual parent-hybrid and a race more or less constant be evolved.

In some lowland forests (North Island and the Sounds-Nelson Botanical District) *N. truncata* and *N. Solandri* occur side by side, and

in such there are always hybrids, but generally few in number. At a higher altitude *N. fusca* may enter the community and then it is reasonable to suppose there will be hybrids bearing the characters of all three species. There are even situations, as on the Volcanic Plateau, where all the four species concerned in hybridism could be represented in the one hybrid.

The most widely-spread species which occur side by side are *N. cliffortioides* and *N. fusca* and their hybrids are the only ones to be found in the subalpine belt. *N. Menziesii* ascends to the timber-line either pure or in combination with *N. cliffortioides* — the species with the highest altitudinal range — but in such communities hybrids are absent.

### c. Classification and polymorphy of *Nothofagus* hybrids

#### 1. *Nothofagus Solandri* $\times$ *truncata*

For this group of hybrids we propose the name  $\times$  *Nothofagus sol-trunc*. The group is incapable of exact definition so great is the diversity of its members (figs. 64, 68, 75). All that can be said is that in it the characters of the parents are combined to a greater or lesser degree, or some appear unchanged, and the leaves range from those with entire to strongly toothed margins by way of all degrees of tothing, and from forms with far smaller leaves than those of *N. Solandri* to such as have leaves equalling in size those of *N. truncata*.

As for the part played by each parent, *N. truncata* (figs. 3, 46, 48) imparts to the *N. Solandri* form (figs. 4, 50) greater size, especially breadth (fig. 66), more strongly-marked venation (fig. 62) and marginal teeth (figs. 6, 63) and *N. Solandri* gives a smaller, narrower leaf an entire margin (fig. 64) and more or less white hairs. Of course all these characters need not be present in the same hybrid, in fact one parent may dominate (fig. 64) or of the other only a trace be visible (fig. 6). Occasionally *N. fusca* accompanies *N. truncata* and *N. Solandri* in which case it may be impossible to tell the exact parentage, but if there are sharp teeth on the margin, most likely *N. fusca* is responsible (fig. 68). The presence of all four species still further complicates the matter.

Hybrids between *N. Solandri* and *N. truncata*, though common enough, are not nearly so abundant as those of *N. cliffortioides*  $\times$  *fusca*,

nor have we seen them dominating, though several hybrid trees may grow side by side. The smaller number of hybrids is due to the facts that 1) the parent species growing side by side have a comparatively narrow latitudinal and altitudinal range and 2) the primitive forests where they originally occurred have been largely destroyed in order to provide more land for farms.

The number of specimens of  $\times N. soltrunc.$  in our collection is 66, but many forms are represented and, taken in conjunction with what we have also observed in the field, there should not be many forms altogether distinct from those we have seen.

The hybrids fall into the two main classes of those with large and those with medium-sized or even quite small leaves, and each of these classes must be subdivided into those with entire and those with toothed leaves.

#### $\alpha$ . Class with large leaves

The leaves range from about 30 mm. to 24 mm. long and the broadest we have is 25 mm. broad near its base. Many of these hybrids have leaves somewhat similar to those of *N. Solandri* but they are much larger (fig. 60) and the "*truncata*" influence is shown not only in the increased size, but in the distinct venation, lack of tomentum, and sometimes in the presence of more or less minute teeth (fig. 94) which may extend to below the middle of the margin. Other hybrids resemble *N. truncata* more closely in the texture of the leaf, its venation and size, especially breadth, but the shape is frequently midway between that of the leaves of the two parents. Other leaves, again, have the rounded apex of *N. truncata* and the blunt, fairly large teeth but these do not extend far from the apex.

#### $\beta$ . Class with medium or small leaves.

The group ranges from those trees with leaves about 20 mm. long to those with leaves only 10 mm. long or even less. The margin of the leaf is either entire (figs. 64) or toothed (fig. 68) and the latter range from those with a few minute teeth near the apex (fig. 62) to such as are toothed almost to the base (fig. 63), but apparently these are rare. Generally the leaves are glabrous but some possess a few fulvous hairs,

and actual tomentum is occasionally seen. The largest leaves frequently show a strong "*Solandri*" strain (fig. 6) but here, again, the venation, texture, and it may be a few minute teeth, betray the "*truncata*" influence. The passage from entire to toothed margins is shown in the waved margins of certain leaves as will be seen also in the case of *N. cliffortioides*  $\times$  *fusca*.

The most unexpected forms of  $\times$  *N. soltrunc.* were those with leaves much smaller than ever seen in *N. Solandri* (figs. 62, 63), but we have some still smaller than those. Had plants been discovered some years ago possessing such leaves, any taxonomist would have quickly created a "new species" for their reception. The leaves are either entire or toothed, and the teeth may extend almost to the base of the leaf; in fact, there may be a miniature *N. truncata*. Not infrequently the teeth may terminate in a short apiculus.

Fig. 68 belongs to a plant referred to further on when dealing with seedling and juvenile forms and it may have had *N. fusca* and not *N. truncata* as one of its parents. Be that as it may, it greatly resembles small-leaved  $\times$  *N. soltrunc.* in shape and toothing.

## 2. *Nothofagus cliffortioides* $\times$ *fusca*

For this group of hybrids we propose the name  $\times$  *Nothofagus cliffusc.* as its polymorphy is apparently without limit (figs. 91, 102, 103, 104), no exact definition of the group can be attempted. Amongst its members all the characters of the parents can be seen, though certainly not in each individual. There are abundant transitional forms between the two parents (figs. 97, 99); there are forms resembling either parent and difficult or perhaps impossible to decide without breeding experiments as to their true position (fig. 60), and finally there are individuals with characters not visible in either parent — a matter of particular interest discussed under another head.

The parts played by each parent are similar to those already noted for  $\times$  *N. soltrunc.*, since the leaf-form of the parents is similar in both groups. However, there are two distinct characters to lend differences to the hybrids — the sharp, large teeth of *N. fusca* (figs. 2, 45) and the non-cuneate, irregular base of *N. cliffortioides* (figs. 5, 58), and it is this last character which alone enables the position of certain hybrids to be determined, which otherwise, might readily be taken for  $\times$  *N.*

*soltrunc*. Many forms have more or less fulvous tomentum on the back of the leaf and this is the most striking character of the so-called "species" *Nothofagus Blairii*. But such tomentum is not confined to entire-leaved forms but it occurs equally on those with toothed leaves and every transition can be noted from a few fuscous hairs to a dense tomentum.

The number of undoubted hybrids of  $\times N. cliffusc.$  in our collection is at least 300, but we have also numerous specimens of seedling and juvenile hybrids, while the number we have seen in the field and did not collect, of both adults and juveniles, is very large; in fact, the number and variety of these hybrids is almost beyond belief.

Although the diversity amongst the hybrids is so enormous yet many come sufficiently close to one another as to allow their being arranged into fairly distinct classes, and one or more of such may be particularly common in a certain locality. But there are forms which defy classification, nor are such few in number, so that all we can attempt here is to bring together such as are more or less common and can be distinguished with comparative ease. These classes have no definite limits and they pass the one into the other.

$\alpha$ . Class with fairly large, finely-toothed, thin leaves and exhibiting a strong "*fusca*" relationship

Trees with leaves of this class were found only in the neighbourhood of Lake Wakatipu and principally in the Dart Valley and its vicinity (Fiord Botanical District). The largest leaves are about 30 mm. long but they differ considerably in width, figs. 91 and 93 representing extremes. The largest leaves (figs. 91, 92, 100) exhibit strongly the "*fusca*" strain, but the teeth are greatly reduced in size. On the other hand fig. 95 has a "*cliffortioides*" base and fig. 90 exhibits the same character to a lesser degree. Further, toothed and entire leaves may occur on the same shoot.

$\beta$ . Class with medium-sized or rather small, thick, entire or toothed leaves exhibiting a strong "*cliffortioides*" relationship

Trees with leaves of the above character are probably found in all forests where the parent species occur in close proximity.

The "*cliffortioides*" strain is strongly marked in the size and shape of

many leaves, but such are frequently quite large, a sign of the "*fusca*" strain and there may even be a "*fusca*" base (fig. 78). The *clifortioides* parentage also appears in the thickness of the leaf, the tendency to an entire margin, the occurrence on the same shoot of entire and toothed leaves, and the presence of tomentum while the striking irregularly rounded, subcordate or subtruncate base is a frequent feature (fig. 85). But the *fusca* influence is constantly made manifest in the venation (fig. 98), the toothing (fig. 87) and the light-green colour of the leaves. In fig. 79 both "*fusca*" and "*clifortioides*" bases are present on different leaves, the margin is wavy rather than toothed and a fulvous tomentum masks the otherwise distinct "*fusca*" venation. In fig. 81 the tomentum is thinner and in consequence the veins are particularly distinct.

- γ. Class with usually entire leaves of "*clifortioides*" shape and size but with fulvous not white tomentum

This is a wide-spread group which probably occurs in all *N. clifortioides*—*fusca* associations. It includes *N. Blairii* T. KIRK together with many other hybrids of a more or less similar form; in fact there is such an agreement between many of them that it is not impossible there may be a species included in our class. A close examination of abundant material shows that there is probably no real uniformity, for instance toothed leaves are not wanting, "*fusca*" venation may be strongly marked, and the large size of many leaves strongly suggests "*fusca*" parentage. Fig. 106 is fairly typical of this class, but the tomentum is thin and the "*fusca*" venation shows plainly while the base of the uppermost leaf is of a "*fusca*" rather than a "*clifortioides*" character. In fig. 105 the shape of the leaf is that of *Nothofagus Solandri* and, as the specimen came from the Sounds-Nelson Botanical District it may belong to  $\times$  *N. soltrunc*. The truth is that *N. apiculata* — a class of hybrids belonging to the last-named group — and *N. Blairii* are really very similar, the main difference being the glabrous leaf of the one and the fuscous-tomentose leaf of the other — characters negligible even from the orthodox taxonomic aspect.

- δ. Class with more or less glossy, rather thin, glabrous leaves generally with a wavy margin

This class of hybrids usually resembles *N. clifortioides* in the shape

of the leaves, but the waved and occasionally toothed margin and strong venation (fig. 88) point to the influence of *N. fusca*. Fig. 97 shows a rather broad "*cliffortioides*" form of leaf, but though apparently its other characters do not at first glance resemble those of *N. fusca*, they are clearly referable thereto, including the subcuneate leaf-base.

ε. Class with very small toothed leaves

This group corresponds to that of the small-laved  $\times$  *N. soltrunc*. Perhaps the most striking of these hybrids have leaves like *N. fusca* in miniature (figs. 70, 85) but in both figures the leaf-base can be seen to be of "*cliffortioides*" form. Fig. 77 shows another shape of leaf more of the "*cliffortioides*" form and with but few, irregular teeth. Fig. 74 is somewhat similar, but the leaves are still smaller and more like *N. cliffortioides* of which they have both base and apex.

ζ. Class with leaves like those of *N. cliffortioides*, but larger

This class resembles in leaf that class containing *N. Blairii*, but differs in the unchanged white tomentum of *N. cliffortioides*. Size is apparently the sole difference in some cases, which suggests hybrid origin (fig. 60).

3. Hybrids between the species with similar forms of leaves (*Nothofagus fusca*  $\times$  *truncata* and *N. cliffortioides*  $\times$  *Solandri*)

Regarding the occurrence of the above hybrids the evidence is hardly sufficient. But when the species in question occur side by side, a rather uncommon occurrence, then trees bearing leaves of a more or less intermediate character are met with. This is more evident in the case of *N. cliffortioides* and *N. Solandri* coming together than it is for the tooth-leaved species.

Every field botanist has felt great diffidence in trying to identify some of the entire-leaved forms he came across, and it has been the unscientific custom to refer such to *N. cliffortioides* when occurring in the subalpine belt and to *N. Solandri* when occurring in the lowland belt. Any list of species for localities in the neighbourhood of Lake

Wakatipu— no matter the author — has contained both species, yet we are certain — so far as one can use such a definite term for a matter of distribution — that there is only *N. cliffortioides* in that locality.

It is where *N. cliffortioides* and *N. Solandri* really occur side by side (Volcanic Plateau, base of Mount Portesse — Eastern Botanical District) that true intermediate forms are seen such as shown in figs. 51, 52, specimens of the former coming from the Eastern Botanical District and the latter from the Volcanic Plateau. But our collection contains a good many probable hybrids some of which are more convincing.

It is far rarer for *Nothofagus fusca* and *N. truncata* to occur side by side, but we have specimens from localities where this happens, which at first puzzled us greatly, but they are easily explained on the supposition that they are hybrids. Fig. 49 represents a leaf of one of these supposed hybrids which for form and size might be *N. truncata* but the teeth though small and even are sharp-pointed as in *N. fusca*.

#### 4. Seedling and juvenile forms and reversion-shoots

Here, in addition to actual hybrids something must be said about seedling and juvenile forms of the species.

Where there is a close growth of seedlings upon the forest-floor it is no easy matter to decide which belong to species and which to hybrids. This arises partly through considerable polymorphy amongst seedlings of the species and partly through the essential characters both of species and hybrids, sometimes not developing until fairly late in the life history of the plants. Even in species so well defined as *Nothofagus Menziesii* there are many different forms of leaves amongst the seedlings (figs. 120, 121, 122, 123). In fig. 123 the margin is not bicrenate and might suggest a hybrid origin, but this, in the face of other evidence, we do not support. We have also specimens of a sapling where the leaf-margins are bluntly dentate rather than crenate.

The seedlings of *N. fusca* as a rule are not difficult to recognize. A typical seedling is shown in figs. 9, 10 and it must be noted that the leaf-base is not so cuneate as in the adult. Often the seedling leaves are particularly large (fig. 109). Frequently the seedling leaves are more or less red but the colour may be confined to the veins and midrib. Such colour is an important character, for its occurrence in entire-leaved



seedlings helps to separate such from those of *N. cliffortioides* (figs. 23, 28). The seedling form of leaf persists for many years, as shown in fig. 108 which came from a sapling 7.5 m. high and probably 35 years old.

The seedlings and saplings of *N. truncata* are similar to those of *N. fusca* in their leaves except for the blunt teeth. Fig. 111 shows a rather large-leaved seedling *N. truncata* and fig. 112 a portion of a twig of a young sapling which differs only in the smaller, more finely-toothed leaf.

In both the seedling and later juvenile forms there is but little difference between those of *N. Solandri* and *N. cliffortioides*, so far as leaves are concerned. But the early stage of the sapling of *N. Solandri* is frequently of the divaricating growth-form — so common in many genera in New Zealand — while that of *N. cliffortioides* is usually erect. Whether such distinction holds good in all cases we do not know. Further, it is not possible to always tell from the seedling, not merely whether it be either of the above species, but whether it may not actually be a hybrid! The seedling leaves of the species under consideration differ greatly from one another in size (figs. 29, 32 — both *N. cliffortioides*). On the whole, seedling and juvenile *N. Solandri* has leaves more orbicular than *N. cliffortioides*, the leaves of which are more or less oblong or ovate (figs. 29, 30). Many seedlings of *N. Solandri* exhibit a reddish venation, but there is a hint of this in *N. cliffortioides* also. But reddish leaves in hybrids are almost certainly derived from the *N. fusca* or *N. truncata* parent.

The most certain sign of seedling hybrids is a toothed margin with the teeth much smaller than in seedling *N. fusca* or *N. truncata* (figs. 11 to 22 and figs. 114, 115 — all  $\times$  *N. cliffusc.*). As for fig. 116 it may be a small-leaved *N. fusca* or  $\times$  *N. cliffusc.* Entire leaved seedlings, as already explained, may be impossible to classify. Relative size is an important character but decrease of light will lead to increase in size. Fig. 23 is certainly the leaf of  $\times$  *N. cliffusc.*, but this statement is based on its minute teeth and not on its size alone. Fig. 28 we should consider also the leaf of a hybrid, but we may be quite wrong. So, too, with fig. 24. On the other hand, a leaf so large and broad as those of fig. 117 must belong to  $\times$  *N. cliffusc.* and so most certainly that shown in fig. 118 where the effect of both parents is plainly manifest. Fig. 119 is an interesting  $\times$  *N. cliffusc.* with both oblong-ovate and rotund leaves,

From the trunks of adult trees, even when several hundred years old

reversion-shoots are frequently given off (fig. 110). Now such shoots differ greatly in the characters of their leaves according to their position on the trunk, a shoot at 3 m. from the ground being quite distinct from one at 6 m. and so on. Mr. W. D. REID of the New Zealand Department of Agriculture made the remarkable discovery that, no matter the age of the tree, the reversion-shoot given off at any height was a replica of the sapling leaf at the same height during the development of the tree. This discovery was based on a careful examination of many saplings before the lower branches had been suppressed and from taking specimens from a tree at different heights. Also the reversion-shoots of *N. fusca* told their own tale very plainly (fig. 110).

In a good many instances the sapling at a certain stage has larger leaves than the adult, as is well seen in fig. 124 with the adult  $\times$  *N. cliffusc.* on the left and the younger shoot on the right. Fig. 125 shows similarly a tooth-leaved hybrid and it is not easy to believe that both came from the same tree — the juvenile with its thin leaves obscurely toothed or even entire and their apiculate apices and the smaller, subrotund, thick leaves with rounded or even truncate, minutely-toothed apex. Fig. 126 represents a  $\times$  *N. soltrunc*, or perhaps *N. fusca*  $\times$  *Solandra*, but the juvenile form on the right has leaves far smaller and quite differently shaped from those of the adult on the left.

## 5. The coming in of new characters through hybridization

We now come to a very critical part of our investigation and one which demands the most searching investigation, since it has a distinct bearing on the question of evolution.

A few hybrids came to light, evidently  $\times$  *N. cliffusc.*, with certain characters which we have not seen in either of the parents, nor can we believe that they are the result of combining any of the ordinary visible parental characters. How they have come about we do not know, the explanation is for geneticists, our business alone is to present the facts such as they are.

First comes the presence of longitudinal ridges on the leaf. These are well seen on the leaves of that truly remarkable tree (No. 13054 in Herb. L. COCKAYNE) of which fig. 102 does not sufficiently express their peculiar character. The leaves are rather small, ribbed longitudi-

nally above, their shape distinct from that of any other hybrid we have seen and the undersurface is covered with yellow not fulvous tomentum. Then the leaves of certain hybrids are "blistered" on the upper surface after the manner of the leaf of *Myrtus bullata*. Leaves with this character are seen from time to time in hybrids but of the character itself there is no trace in any of the species. The most striking specimen we have seen with this character, and in addition other unexpected characters, is shown in fig. 104 (No. 13052 in Herb. L. COCKAYNE). Here again the drawing does not sufficiently emphasize the peculiar characters of the leaf. The leaf is rotund and this form may perhaps be referred to the occasionally subrotund small leaf of *N. cliffortioides*, the texture is thin, the upper surface is strongly blistered, the base shows the influence of *N. cliffortioides* and the marginal teeth that of *N. fusca*. From the same neighbourhood we have specimens from two other trees much of the same character but with smaller leaves. On dried specimens the blisters show up as little pustules and are not nearly as conspicuous as on the living plant.

### III. SUMMARY

1. The object of this paper is to give an account of hybridism among the New Zealand species of *Nothofagus* as it occurs in free nature.
2. Diversity amongst the individuals composing the species of *Nothofagus* — but to nothing like the extent to which it occurs — has been known to all New Zealand taxonomists who attributed it to "variability".
3. Thus *Nothofagus fusca* was described as having leaves which varied greatly in shape furnished with large coarse teeth, or entire, or with the teeth reduced to small marginal indentations, and the apex acute, obtuse, or with the midrib prolonged into an apiculus.
4. Two so-called species, *N. apiculata* and *N. Blairii* were used as a dumping-ground for especially "aberrant" forms.
5. In April 1921 the senior author discovered what he took to be hybrid *Nothofagi* in an astonishing quantity at one locality in the Fiord Botanical District.
6. Since this discovery hybridism to an extreme degree has been observed in all parts of New Zealand where either *N. fusca* or *N.*

*truncata*, on the one side, and either *N. cliffortioides* or *N. Solandri*, on the other side, grow in close proximity.

7. Hybrids occasionally, but very rarely, occur when one or other parent is absent and ecological facts are cited to show how forest trees become extinct naturally.
8. Various reasons are given for assuming that hybridism is the cause of polymorphy in *Nothofagus*.
9. *Nothofagus Menziesii* apparently plays no part in hybridism.
10. The other species are described briefly and the opinion — supported by illustrations — is expressed that all consist of more than one jordanon (i. e. the species are compound).
11. A table is furnished which shows at a glance the differences, or agreements, in the fundamental leaf-characters of each species, the hybrids being alone considered from the easily-examined form of their leaves.
12. The characters of special importance are: size of leaf, form of its base (cuneate or irregularly rounded to subtruncate), the condition of the margin as to its being entire or toothed, the presence of tomentum, or its absence and distinct venation, the degree of hairiness and the colour of the hairs.
13. In a few localities hybrids are as numerous, or even more numerous, than the parent species.
14. Beneath hybrid trees which are frequently of great age there are hybrids in astonishing numbers and of great diversity.
15. It is probable that three or even four species may be represented in one hybrid.
16. An account is given of hybrid polymorphy and a simple classification of the hybrids is proposed.
17. The main classes are: 1) *Nothofagus Solandri*  $\times$  *truncata* =  $\times$  *N. soltrunc.* Ckn. et ATKINSON; 2) *N. cliffortioides*  $\times$  *fusca* =  $\times$  *N. cliffusc* Ckn. et ATKINSON; 3) *N. fusca*  $\times$  *truncata*; 4) *N. cliffortioides*  $\times$  *Solandri*, but 3 + 4 are not fully proved.
18. Figures are furnished; the leaves of 126 forms of *Nothofagus*, mostly hybrids, and certain types are discussed or specially noteworthy forms are discussed.
19. Hybrids with leaves smaller than those of either parent are met with in  $\times$  *N. soltrunc.* and  $\times$  *N. cliffusc*.

20. The so-called species *N. Blairii* and *N. apiculata* are considered groups of hybrids.
24. The status of seedlings with toothed leaves is not difficult to determine, but in the case of entire-leaved seedlings it is frequently impossible to tell whether they are hybrids or belong to one or other of the entire-leaved species.
22. Adult trees put forth reversion-shoots from their trunks which correspond in their leaf-form to that of their sapling stage when at the same height. Thus each tree tells its life-history.
23. On all trees — species or hybrids — the leaves differ to an astonishing extent according to their environment. The leaves on the periphery of the crown are so different from those near the base, or even much higher, that if the facts of the case were not known, would be considered to belong to different species or hybrids.
24. Certain characters, particularly longitudinal ridges and blisters on the leaves of certain hybrids are considered to be new characters absent in the parents which have originated through crossing. Certain leaf-forms, too, differ greatly from those of the parents and, it may be, from those of any other hybrids.

## IV. LIST OF LITERATURE

- CHEESEMAN, T. F. 1906. Manual of the New Zealand Flora. Wellington; pp. 640 to 644 refer to *Nothofagus* (as *Fagus*).
- CHEESEMAN, T. F. 1925. Manual of the New Zealand Flora, ed. 2. Wellington; on pp. 373, 374 is a brief account of hybridism in *Nothofagus* by L. COCKAYNE. CHEESEMAN speaks of hybridism in this genus as „a remarkable fact”.
- COCKAYNE, L. 1909. Report on a Botanical Survey of Stewart Island. Wellington; pp. 33, 34 deal with the question of presence or absence of species in certain localities.
- COCKAYNE, L. 1917. A consideration of the terms „Species” and „Variety” as used in Botany with Special Reference to the Flora of New Zealand Trans. N. Z. Inst. 49 p. 66—79; on p. 74 it is suggested that intermediate forms connecting species are hybrids.
- COCKAYNE, L. 1921. The Southern-beech (*Nothofagus*) Forests of New Zealand. N. Z. Journ. Agric. 23 p. 353—360; tells of the discovery of extensive hybridism in *Nothofagus* and illustrates many of the juvenile forms.
- COCKAYNE, L. 1923. Hybridism in the New Zealand Flora. New Phytol. 22 p. 105 — 127; on p. 124 three *Nothofagus* hybrids are cited, but *N. Solandri*  $\times$  *truncata* is not mentioned, since at that time the latter species was considered a variety of *N. fusca* and its hybrids were included with those of *N. fusca*, though really the last-named is negligible as a parent of a group virtually identical with  $\times$  *N. soltrunc*.
- KIRK, T. 1885. Notes on the New Zealand Beeches. Trans. N. Z. Inst. 17 p. 298—306; the first critical account of the New Zealand species of *Nothofagus*.
- KIRK, T. 1889. The Forest Flora of New Zealand. Wellington; on pp. 179, 180 extreme „variability” is postulated for *Nothofagus fusca*, the var. *dubia* is created and together with var. *obsoleta* illustrated life-size on pl. 91.
- LOTSY, J. P. 1925. Evolution considered in the Light of Hybridization. Christchurch; besides containing much pertinent to natural hybrids by Lotsy, there is a full list contributed by L. COCKAYNE of New Zealand wild hybrids, the number being estimated at 208, but since then a good many more have been discovered; five *Nothofagus* hybrids are cited as valid.

V. EXPLANATION OF THE FIGURES IN COCKAYNE'S AND ATKINSON'S  
PAPER ON NOTHOFAGUS HYBRIDS

FIG. 1 *Nothofagus Menziesii* showing the bicrenate leaf-margin.

" 2 Typical leaf of *N. fusca* showing the large, sharp teeth.

" 3. Medium-sized leaf of *N. truncata* showing the blunt rather small teeth.

" 4. Large leaf of *N. Solandri*.

" 5. Typical leaves of *N. cliffortioides*.

" 6.  $\times$  *N. soltrunc.* = *N. fusca* var. *dubia*, drawn from KIRK's type

" 7.  $\times$  *N. cliffusc* = *N. Blaini* T. KIRK.

" 8.  $\times$  *N. cliffusc.* the actual specimen referred to by CHEESEMAN (1906: 642).



*Fig. 1.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*



*Fig. 4.*



*Fig. 5.*



*Fig. 6.*



*Fig. 7.*



*Fig. 8.*



FIGS. 9 to 32 A few out of the swarm of young plants, many of them hybrids discovered by L. COCKAYNE, April, 1921

- " 9, 10. Young *N. fusca*.
- " 11 to 25. Probably all juvenile forms of  $\times$  *N. cliffusc.*
- " 26, 27, 29, 30, 31, 32 Probably young *N. cliffortioides*
- " 28a, 28b Either  $\times$  *N. cliffusc.* or *N. cliffortioides*

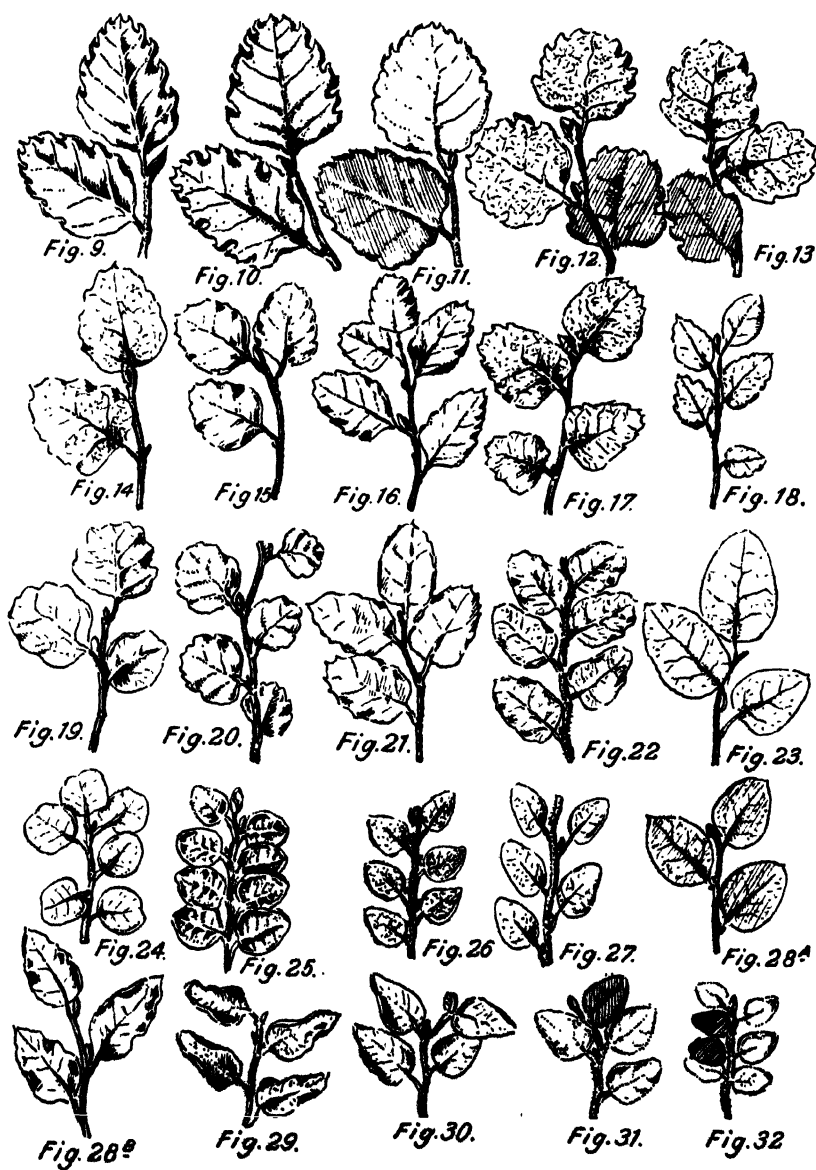


FIG. 33 Either *N. fusca* or  $\times$  *N. cliffuse*

- " 34. Form of leaf of *N. fusca* when exposed to sun and wind.
- " 35. Form of leaf of *N. truncata* when exposed to sun and wind.
- " 36 to 43. *Nothofagus Menziesii* showing its polymorphy due probably to the species being compound.
- " 44. Leaves of *N. fusca*

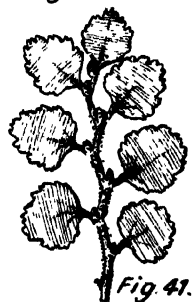
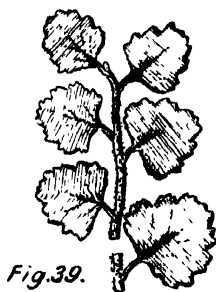
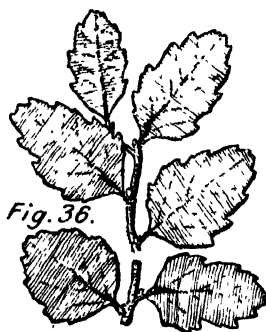


FIG. 45. Leaves of *N. fusca*.

- " 46, 47, 48. *N. truncata* showing its polymorphy.
- " 49. Perhaps *N. fusca*  $\times$  *truncata*
- " 49b. Perhaps *N. cliffortioides*  $\times$  *truncata*.
- " 50. *N. Solandri*
- " 51, 52. Probably *N. cliffortioides*  $\times$  *Solandri*.
- " 53, 54, 55. *N. cliffortioides* showing its polymorphy.

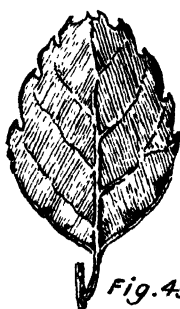


Fig. 45



Fig. 46.



Fig. 47.



Fig. 48



Fig. 49

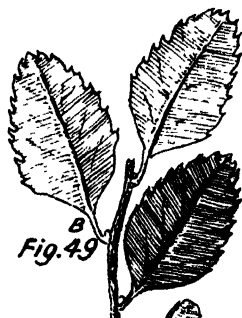


Fig. 49



Fig. 50



Fig. 51.



Fig. 52



Fig. 53



Fig. 54



Fig. 55.

FIG. 56, 57, 58. *N. cliffortioides* showings its polymorphy.

- " 59. Might equally well be either  $\times$  *N. cliffusc.* or *N. cliffortioides*.
- " 60.  $\times$  *N. cliffusc.* of Class 3 looking like a large-leaved *N. cliffortioides*.
- " 60b.  $\times$  *N. soltrunc.* of class  $\alpha$ .
- " 61.  $\times$  *N. cliffusc.* with broad "*cliffortioides*" leaf-form and apex but with "*fusca*" venation.
- " 62 Small-leaved  $\times$  *N. soltrunc.* with minute apical teeth.
- " 63. Small-leaved  $\times$  *N. soltrunc.* with strongly toothed margin.
- " 64.  $\times$  *N. soltrunc.* = the actual type of *N. apiculata* Col.
- " 65.  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\gamma$  but resembling *N. apiculata*.
- " 66.  $\times$  *N. soltrunc.* very like typical *N. apiculata* but with wavy margin to leaf.

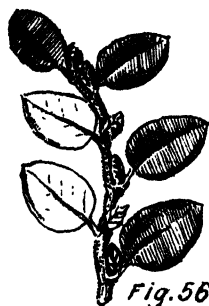


Fig. 56.

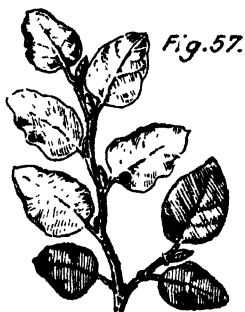


Fig. 57.



Fig. 58.



Fig. 59.



Fig. 60

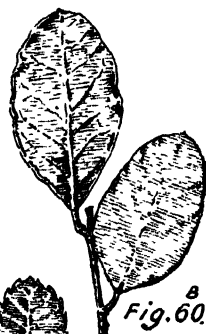


Fig. 60.

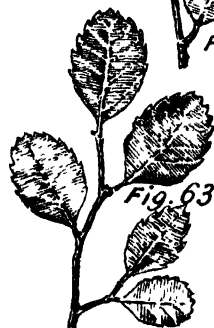
Fig.  
61.62  
Fig.

Fig. 63



Fig. 64



Fig. 65



Fig. 66.



FIG. 67.  $\times N. cliffusc.$  of class  $\gamma$  but with wavy margin.

- " 68.  $\times N. soltrunc.$  with toothed margin or  $N. fusca \times Solandri.$
- " 69. Small-leaved  $\times N. soltrunc.$  with toothed margin.
- " 70. Small-leaved  $\times N. cliffusc.$  of class  $\epsilon$  with toothed margin.
- " 71.  $\times N. cliffusc.$  with slightly wavy leaves.
- " 72. Juvenile  $\times N. cliffusc.$  with truncate base to the small leaves.
- " 73.  $\times N. cliffusc.$  of class  $\beta.$
- " 74. Small  $\times N. cliffusc.$  of Class  $\epsilon$  with "*cliffortioides*" form but sharply-toothed margin
- " 75. Perhaps  $\times N. soltrunc$  but from a locality where *N. Solandri* has only been once recorded
- " 76.  $\times N. cliffusc.$  of "*cliffortioides*" form but leaves waved and toothed and base cuneate.
- " 77. Small  $\times N. cliffusc.$  with leaves entire or occasionally crenate.
- " 78. Large  $\times N. cliffusc.$  with entire margin and "*fusca*" base.

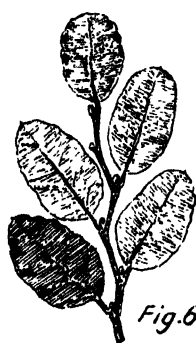
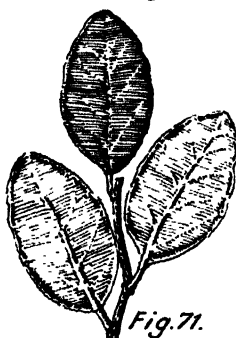
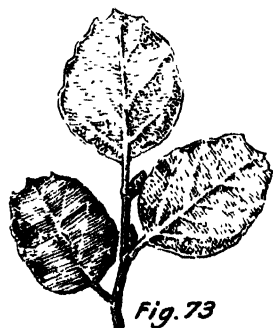
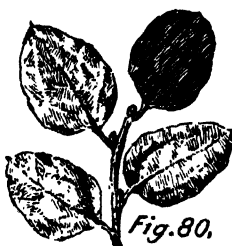
*Fig. 67.**Fig. 68.**Fig. 69.**Fig. 70**Fig. 71.**Fig. 72**Fig. 73**Fig. 74.**Fig. 75**Fig. 76.**Fig. 77**Fig. 78.*

FIG 79, 80, 81 Various forms of  $\times N. cliffusc$  class  $\beta$ .

- " 82, 83 Somewhat similar forms of  $\times N. cliffusc$  class  $\beta$  with toothed margins
- " 84. Probably  $\times N. cliffusc$  with small, almost orbicular leaves.
- " 85 Small, toothed  $\times N. cliffusc$
- " 86 Small  $\times N. cliffusc$  obscurely toothed
- " 87 Medium-sized  $\times N. cliffusc$  of class  $\beta$  toothed near apex of leaf.
- " 88  $\times N. cliffusc$  of class  $\delta$
- " 89, 90  $N. cliffusc$  of class  $\alpha$



*Fig. 79.*



*Fig. 80.*



*Fig. 81.*



*Fig. 82.*



*Fig. 83.*



*Fig. 84.*



*Fig. 85.*



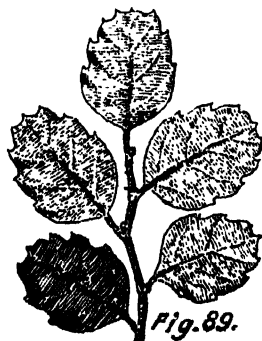
*Fig. 86.*



*Fig. 87.*



*Fig. 88.*



*Fig. 89.*



*Fig. 90.*

FIG. 91, 92 93  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\alpha$ .

" 94  $\times$  *N. soltrunc* of "var. dubia" type.

" 95, 96  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\alpha$

" 97.  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\delta$ .

" 98.  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\beta$

" 99  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\delta$

" 100.  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\alpha$

" 101.  $\times$  *N. cliffusc.* with wavy leaves and other "*fusca*" characters but typical "*clifforthoides*" base

" 102. A remarkable  $\times$  *N. cliffusc.* with ribbed leaves and yellow tomentum

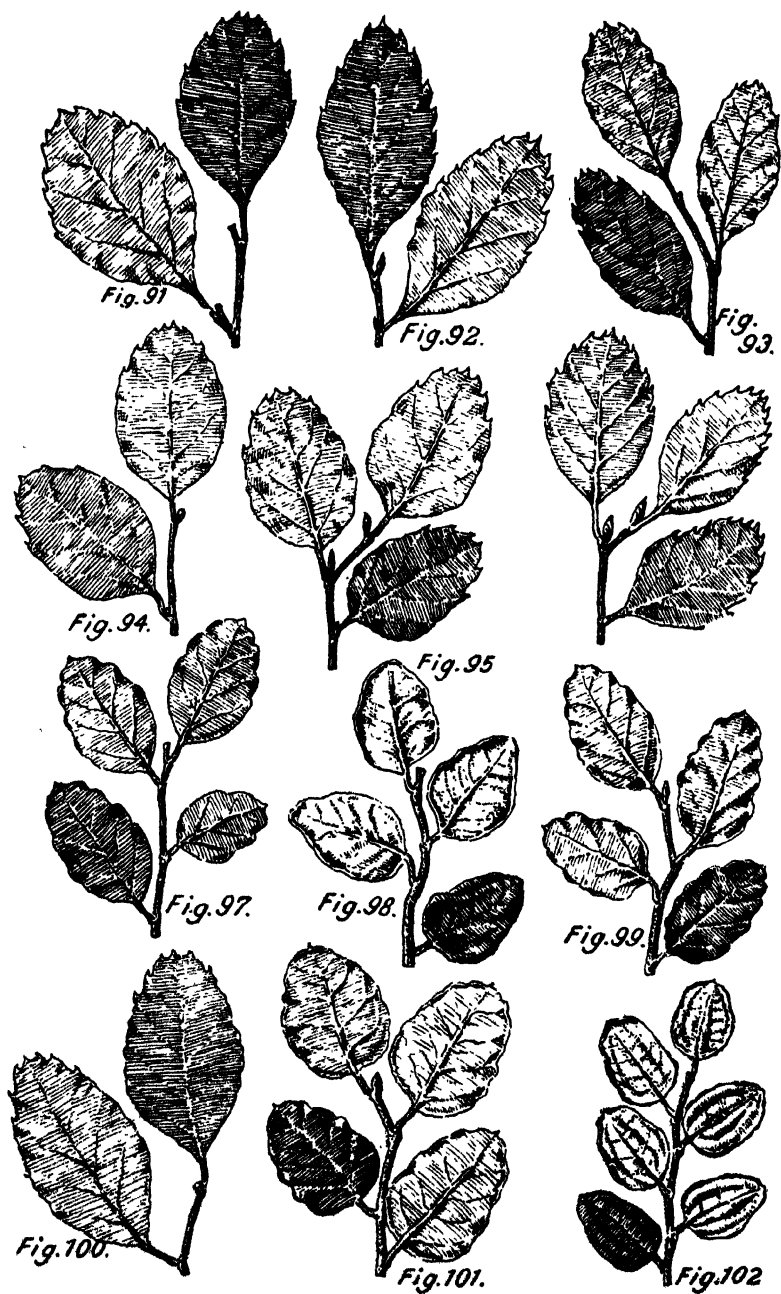


FIG 103. A striking form of  $\times N. soltrunc$  with polymorphic leaves.

- " 104 The noteworthy  $\times N. cliffusc$  with large, rotund, blistered, thin, toothed leaves.
- " 105  $\times N. cliffusc$ , of class  $\gamma$ .
- " 106  $\times N. cliffusc$  of class  $\gamma$  but tomentum thin and "*fusca*" venation evident
- " 107.  $\times N. cliffusc$ , taken from sapling 9 m high.
- " 108. Typical *N. fusca* seedling.
- " 109 *N. fusca* seedling with large leaves
- " 110 Reversion-shoot of typical juvenile *N. fusca* form taken from near base of a tall tree of *N. fusca*.
- " 111 Seedling of *N. truncata*
- " 112 Juvenile *N. truncata*.
- " 113 Perhaps *N. cliffortioides*  $\times$  *truncata*.
- " 114 Seedling  $\times N. cliffusc$ .



Fig. 103.



Fig. 104.



Fig. 105.

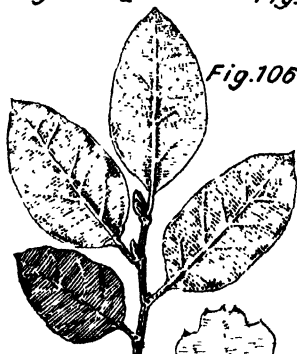


Fig. 106.

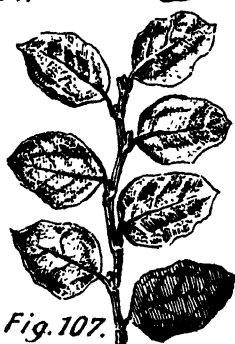


Fig. 107.



Fig. 108.

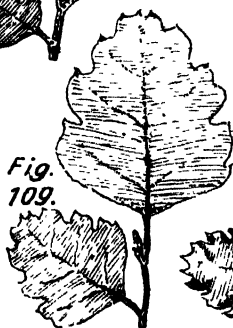
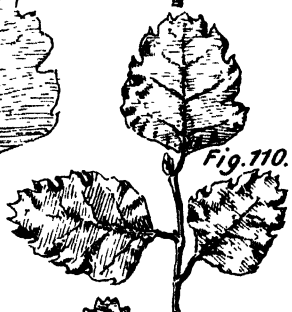
Fig.  
109.

Fig. 110.



Fig. 111.



Fig. 112.

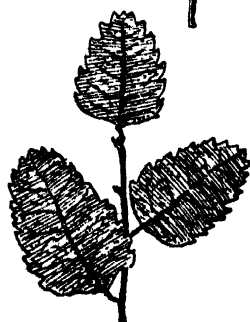


Fig. 113.

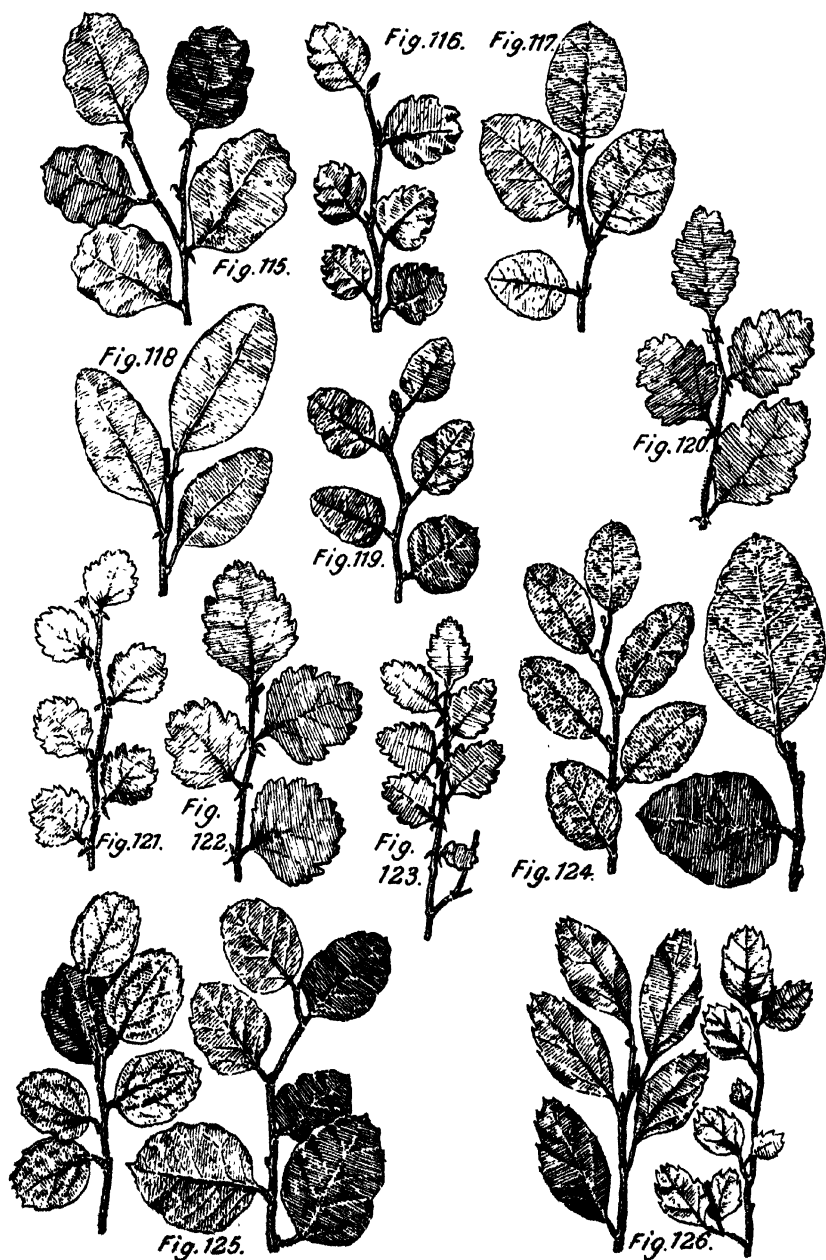


Fig. 114.



FIG. 115. Seedling  $\times$  *N. cliffusc.* with strongly waved margin.

- " 116  $\times$  *N. cliffusc.* or *N. fusca*.
- " 117. Seedling  $\times$  *N. cliffusc.* with broad, entire leaves.
- " 118. Large-leaved  $\times$  *N. cliffusc.* with entire margins.
- " 119 Polymorphic  $\times$  *N. cliffusc.* seedling
- " 120 to 123. Various seedling forms of *N. Menziesii*.
- " 124. On right, early stage of development of  $\times$  *N. cliffusc.* of class  $\gamma$  and on left the smaller-leaved adult
- " 125 On right, the large-leaved juvenile of toothed  $\times$  *N. cliffusc.* and on left the adult with smaller leaves of a different character.
- " 126.  $\times$  *N. soltrunc.* or *N. fusca*  $\times$  *Solandri*, on right the small-leaved juvenile and on left the adult of different leaf-form.





GENETISCHE ANALYSE VAN KLEUREN, VEERPATRONEN,  
TINTEN EN AFTEEKENINGEN BIJ POSTDUIVEN

door

C. J. A. C. BOL

INHOUD

	Bladz.
INLEIDING . . . . .	46
EERSTE HOOFDSTUK. ALGEMEEN LITERATUURVERZICHT.	50
TWEEDE HOOFDSTUK. ROOD EN ZWART . . . . .	60
DERDE HOOFDSTUK. DE KLEURPATRONEN . . . . .	73
a. <i>de zwarte (B) reeks</i> . . . . .	73
b. <i>de roode (A) reeks</i> . . . . .	92
VIERDE HOOFDSTUK. DE VETKLEUR. . . . .	108
VIJFDE HOOFDSTUK. DE OOIEVAARKLEURIGEN OF GRIJZEN	112
a. <i>grijzen</i> . . . . .	114
b. <i>de roodwitten of roodgrijzen (rood-         ooievaar)</i> . . . . .	123
ZESDE HOOFDSTUK. DE BONTEN. . . . .	137
LITERATUUR . . . . .	149
SUMMARY . . . . .	151

---

## INLEIDING

Hoewel het aantal fokkers van duiven, speciaal van postduiven, in Engeland, Frankrijk, Duitschland, België en Nederland zeer groot is, is er op het gebied van erfelijkheidsonderzoek door hen tot heden zeer weinig verricht, en het is opvallend, hoe weinig er in het algemeen bekend is van de resultaten der experimenten door anderen met duiven genomen.

De postduiven bezitten zeer veel goed omschreven eigenschappen en verschillen onderling duidelijk wat betreft kleur, patronen, afteekeningen, enz.

Uit de genetische literatuur blijkt, dat met duiven in Nederland niet of zeer weinig is geëxperimenteerd, en dat het vooral de Amerikanen en de Engelschen zijn geweest, die zich met het onderzoek van verschillende eigenschappen hebben bezig gehouden. Ook de sportliteratuur bevat over erfelijkheidsproeven nagenoeg geen enkele mededeeling.

België is de bakermat der postduiven. Het schijnt, dat de postduif, zooals wij die thans kennen, in het begin der vorige eeuw, door kruising van verschillende rassen is ontstaan. Ongeveer gelijktijdig ontstonden toen drie variëteiten van postduiven, en wel in Luik, in Verviers en in Antwerpen. De Luiksche postduif, welke de kleinste is, is gekenmerkt door een hooge, dikke en ronde kop, met een krachtige maar korte snavel; het oog is vurig, de oogranden (oogleden) zijn fijn en smal. De borst is breed en krachtig, de vleugels zijn sterk, de beenen kort en met kleine teenen.

De Antwerpsche postduif is forscher, de schedel lager en langer, de snavel grooter. De snavelwratten en oogranden zijn dikker, de vleugels lang. De beenen en teenen zijn langer en zwaarder dan bij de Luiksche postduif.

De postduif van Verviers houdt ongeveer het midden tusschen deze twee.

Het schijnt, dat de carrier bij de vorming dezer drie duivenslagen een der hoofdrollen heeft vervuld.

De Antwerpsche postduif was sneller, de Luiksche beschikte over meer uithoudingsvermogen; daardoor was de eerste meer geschikt om kleinere, de laatste om grootere afstanden te doorvliegen.

Door onderlinge kruising dezer drie postduivenslagen is men er in geslaagd een ras te vormen, dat zoowel de snelheid van den Antwerpenaar, als het uithoudingsvermogen van den Luikenaar bezit. Door selectie heeft men een postduivenras weten te vormen, dat vooral de laatste 20 jaren buitengewoon is vooruitgegaan. Nu is deze selectie eigenlijk eenigszins merkwaardig geweest.

De eischen, die men aan een goede postduif stelt, zijn n.m.l. de volgende:

Zij moet beschikken over een fijn en goed ontwikkeld oriënteringsvermogen, d. i., een eigenschap, die haar in staat stelt, op grooten afstand van haar hok losgelaten, snel en zeker haar huis terug te vinden.

Wat nu dit oriënteringsvermogen eigenlijk is, hoe het werkt en welk zintuig er bij betrokken is, of er al dan niet een afzonderlijk zintuig voor oriëntering bestaat, is feitelijk nog onbekend, hoewel er verschillende hypothesen over bestaan <sup>1)</sup>.

Behalve deze eigenschap moet een postduif kracht en snelheid bezitten en over een groot uithoudingsvermogen beschikken, om in staat te zijn haar verre reizen te volbrengen. En wanneer wij nu weten, dat deze te doorvliegen afstanden soms meer dan duizend K.M. zijn, en dat er bij gunstig weer snelheden bereikt worden van 70—80 K.M. per uur, gedurende 12—15 achtereenvolgende uren, dan zal men inzien, dat aan de snelheid en het uithoudingsvermogen van de postduif hoge eischen gesteld worden.

Waar men nu, door het organiseren van wedvluchten en onderlinge wedstrijden, steeds de capaciteiten van de postduiven op de proef heeft gesteld, spreekt het vanzelf, dat duiven, die niet in staat bleken hun hok terug te vinden, hetzij door gebrek aan oriënteringsvermogen of door te kort aan kracht en uithoudingsvermogen, verloren gingen en dus van de fokkerij verder uitgesloten waren. De goede postduiven, die voldeden aan de eischen welke men stelde, bleven, de minderwaardigen gingen verloren.

En dit is een der voornaamste redenen, waardoor men in betrekkelijk

---

<sup>1)</sup> C. J. A. C. BOL. Het oriënteringsvermogen van de postduif. „Derde nationaal congres voor pluimvee- en konijnteelt, te 's Gravenhage" 12—16 Januari 1925. Deel 1. pag. 156.

korten tijd, zonder uitsluitend bewust kunstmatige teeltkeus toe te passen, gekomen is tot een goed en krachtig postduivenras.

Reeds meer dan 25 jaren geleden legde mijn vader, de heer JAC. J. BOL, gedurende zijn leven vele jaren voorzitter van den Nederlandschen Algemeenen Bond van Postduivenliefhebbers, den grondslag voor den postduivenstam, welken ik thans bezit.

Door nauwkeurig aanteekening te houden van de eigenschappen der fokdieren en der nakomelingen, is gedurende dien tijd een groot aantal belangrijke gegevens vastgelegd.

Het houden van postduiven is niet opgezet met het doel erfelijkheidsonderzoekingen te verrichten. De laatste 5 jaren zijn door mij echter vele proeven genomen, met het oog op een genetische analyse van verschillende eigenschappen.

Toch bevatten ook de oudere aanteekeningen, welke tot 1912 door mijn vader zijn gemaakt, en sinds dien tijd door mij zelf werden voortgezet, vele waardevolle gegevens, omdat, zoowel van de fokdieren als van hun nakomelingschap, steeds geslacht, kleur, patroon en afteekeningen vermeld zijn, en daar ieder jaar ongeveer 30—70 jonge duiven werden gefokt, bevat het geheel aanteekeningen over een totaal van meer dan duizend dieren.

Bovendien zijn aan het bekend zijn van de eigenschappen der voorouders der te gebruiken proefdieren, nog verschillende voordeelen verbonden. Vele onderzoekers, die met duiven experimenteerden, verkregen hun materiaal door aankoop bij andere fokkers, zoodat hen dikwijls van de eigenschappen van het voorgeslacht niets of weinig bekend was.

Eerst door proeven waren zij dan in staat, meestal nog slechts bij benadering, de genotypische formule's van hun proefdieren vast te stellen. En dat men met het trekken van conclusies aangaande deze formule's uit proefparingen, steeds zeer voorzichtig moet zijn, toonen duidelijk een paar gevallen, door mij in enkele volgende hoofdstukken meege-deeld.

Wat de kleuren der postduiven aangaat, blijken er slechts twee soorten pigment bij betrokken te zijn, n.m.l. rood en zwart pigment, hetgeen uit de onderzoekingen van LLOYD JONES blijkt.

Verschiedende factoren kunnen invloed uitoefenen op het uiterlijk voorkomen van rood en zwart pigment bezittende dieren.

In het eerste hoofdstuk, volgend op het algemeen literatuuroverzicht

heb ik de resultaten meegedeeld, welke betrekking hebben op de erfelijkheid van rooden en zwarten; met rooden zijn dan bedoeld roodpigment bezittende dieren en met zwarte duiven, diegenen, welker kleur door zwart pigment gevormd wordt.

In de volgende hoofdstukken wordt de erfelijkheid der verschillende kleurpatronen, eerst bij de zwarten, daarna bij de rooden, besproken. Bovendien wordt in een afzonderlijk hoofdstuk de erfelijkheid van de vetkleur, bij zwart en rood, en de tinten die hierdoor kunnen ontstaan, vermeld. Een andere eigenschap, die bestudeerd is en beschreven, is de erfelijkheid van een kleurvorm, die grijs genoemd wordt bij zwarten, en roodgrijs bij rooden.

Ten slotte heb ik in het laatste hoofdstuk getracht een verklaring te geven van de erfelijkheid van de bij duiven voorkomende witte kleur. Duiven, welke witte veeren bezitten, worden bont genoemd. Bonten komen zoowel bij rooden als bij zwarten, in alle bestaande kleurpatronen, voor.

Aangezien deze eigenschappen in afzonderlijke hoofdstukken besproken worden en dikwijls geen verband met elkaar hebben, meende ik, dat het voor de duidelijkheid gewenscht was, eerst een kort algemeen literatuuroverzicht te geven van het erfelijkheidsonderzoek bij duiven, en de literatuur, welke op een bepaald onderdeel betrekking heeft, aan het begin van het desbetreffende hoofdstuk te vermelden.



## EERSTE HOOFDSTUK

### ALGEMEEN LITERATUUROVERZICHT.

Nadat in 1865 de Augustijner monnik GREGOR JOHANN MENDEL zijn „Versuche über Pflanzenhybriden” gepubliceerd had, zou het nog 35 jaren duren, eer men het groote belang hiervan voor het erfelijkheids-onderzoek inzag.

Het is de groote verdienste geweest van HUGO DE VRIES, CORRENS en VON TSCHERMAK, dat zij opnieuw de aandacht vestigden op deze belangrijke ontdekkingen en op de groote beteekenis ervan wezen.

MENDEL's experimenten zijn daarna door velen herhaald en de juistheid zijner uitkomsten en der door hem hieruit getrokken conclusies bevestigd.

Het is WILLIAM BATESON geweest, die door zijn proeven met hoenders in 1902 het eerst het bewijs leverde, dat de wetten van MENDEL ook in het dierenrijk gelden. Nadien zijn talrijke onderzoekingen over de erfelijkheid van verschillende eigenschappen van planten en dieren verricht en zijn vele belangrijke feiten hierdoor vastgesteld.

Wat de genetische literatuur betreffende duiven aangaat, moet ik in de eerste plaats mededeelen, dat deze slechts een zeer bescheiden onderdeel vormt van het groote geheel.

Hoewel bij duiven zeer zeker wel 200 rassen voorkomen, die in vele punten duidelijke verschillen vertoonen, hoewel zij vele goed omschreven eigenschappen bezitten in veerteekening, kleur, lichaamsvorm, staartveeren enz., zijn zij toch belangrijk minder voor experimenten gebruikt dan andere dieren, b.v. hoenders. Nu heeft ongetwijfeld, wat economische beteekenis aangaat, een goede legkip meer waarde dan een duif. De laatste wordt over het algemeen meer als „*sportdier*”, dan als „*nutdier*” gehouden. Afgezien van de weinige fokkerijen, waar de duif als slachtdier gekweekt wordt, en van de waarde van de postduif in oorlogstijd als betrouwbare en snelle overbrenger van berichten, is het

houden van duiven in de meeste gevallen zuiver liefhebberij. Toch is dit niet de voornaamste reden, dat duiven zoo weinig voor erfelijkheids-onderzoek zijn gebruikt.

Indien de waarde als „nutdier” hiervoor de maatstaf was, dan zouden zoovele andere schitterende onderzoekingen niet zijn verricht. En toch zijn hierdoor in zeer vele gevallen belangrijke resultaten bereikt, waarbij ik slechts behoef te wijzen op de interessante onderzoekingen van MORGAN e.a. met *Drosophila*.

Toch zijn ook bij duiven, door het werk van enkele onderzoekers, verschillende eigenschappen goed bekend geworden. Zoo deelen CHRISTIE en WRIEDT <sup>15)</sup> in 1923 mee, dat door onderzoekingen van GUYER, HARPER en SMITH het aantal chromosomen van duiven bepaald is op 16 in diploïde en 8 in haploïde cellen, zoowel bij ♂♂ als bij ♀♀.

STAPLES-BROWNE <sup>2)</sup> is de eerste onderzoeker geweest, die resultaten publiceerde over erfelijkheids-onderzoek bij duiven. In 1905 verscheen van hem „A note on heredity in pigeons”, waarin hij de uitkomsten van enkele experimenten mededeelde. Het was hem opgevallen, dat bij vele duivenrassen dieren voorkomen, welke een eigenaardige vliesvormige verbinding bezitten tusschen de teenen. Door verschillende paringen van vliesvoetigen en normaalvoetigen toonde hij aan dat „vliesvoetigheid” een recessieve eigenschap is, hoewel de uitgebreidheid van de vliezen aanmerkelijk kan variëren.

Een andere eigenschap van sommige duivenrassen is de z.g. kuif of kap op het hoofd, gevormd door enkele overeind staande veeren. Deze eigenschap bleek eenvoudig recessief te zijn tegenover normale hoofdbevedering.

STAPLES-BROWNE <sup>3)</sup> vermeldt in 1908 de resultaten van proeven, die ongeveer een herhaling waren van DARWIN's bekende terugslagproeven bij duiven. Hij vond een onvolkomen dominantie van zwart en blauw over wit. In een F<sub>2</sub>, verkregen uit 2 F<sub>1</sub>-dieren uit zwarte valkenet × witte pauwstraart, verkrijgt hij: 1<sup>e</sup>. zwarten, 2<sup>e</sup>. zwarten met enkele witte veeren, 3<sup>e</sup>. blauwen, 4<sup>e</sup>. blauwen met eenige witte veeren, 5<sup>e</sup>. rooden, 6<sup>e</sup>. witten met eenige gekleurde veeren, 7<sup>e</sup>. witten. De paring zwart × blauw toonde dominantie van zwart over blauw aan. Dit „blauw” van STAPLES-BROWNE, (zijn „reversionary blue”) is niet het blauw of blauwband, wat de fokkers er hier onder verstaan. Bij de bespreking van de erfelijkheid der veerpatronen zal dit punt uitvoeriger behandeld worden.

Rood bleek recessief te zijn tegenover zwart en blauw, maar dominant over wit.

Een ander onderzoek betreft de erfelijkheid van oranjekleurige, zwarte en witte iris. Hij vond, dat witte iris dominant is over zwarte, en waarschijnlijk over oranjekleurige; verder, dat zwart vermoedelijk recessief is tegenover oranje. Bovendien meende STAPLES-BROWNE, dat er een duidelijke correlatie bestaat, tusschen witte bevedering en zwarte iris en tusschen zwarte veerleur en witte iris. Ook de „blauwen” (dat zijn dus zwartkrassen), die veel wit vertoonden, hadden een zwarte iris, maar de dieren, welke slechts weinig witte veeren hadden, bezaten meestal een oranjekleurige iris.

In 1912 publiceerden COLE <sup>7)</sup> en STAPLES-BROWNE <sup>8)</sup> ongeveer tegelijkertijd het eerste bekende geval van aan het geslacht gebonden erfelijkheid bij duiven. COLE deelt mee, dat er 7 principiele kleuren door de fokkers worden onderscheiden en wel: zwart, blauw, rood, dun (leverkleurig), zilver, geel, en wit. De zwarten, blauwen en rooden bezitten een factor I, welke de dichtheid van pigmentatie beïnvloedt. Is I afwezig, dan ontstaat: leverkleurig uit zwart, zilver uit blauw, en geel uit rood. Deze factor I is sex-linked, waarbij het ♀ steeds heterozygoot, dus Ii, is.

LLOYD JONES <sup>10)</sup> onderzocht in 1915, chemisch en microscopisch, de veerpigmenten van zwart, blauw, rood, dun, zilver en geel. Hij toonde aan, dat bij de zwarten, blauwen en rooden, dus bezitters van den I-factor, de hoeveelheid pigment 3 maal zo groot is als bij de overeenkomstige leden, dun, zilver en geel, van de verdunde serie. Bovendien vond hij onderscheid in kleur, chemisch gedrag en vorm van zwart en rood pigment en een verschillende rangschikking van het pigment in de cellen bij zwart en blauw, en hetzelfde onderscheid tusschen dun en zilver.

COLE <sup>9)</sup> neemt voor zwart een factor S aan, die het pigment gelijkmatig in de veeren verspreidt. Wat de verdichtings- of verdunningsfactor betreft, is een zwarte ♂ II of Ii en een „dun” steeds ii; hetzelfde onderscheid bestaat tusschen blauw en zilver, rood en geel. De zwarte, blauwe en roode ♀♀ zijn steeds Ii.

STAPLES-BROWNE onderzocht de verhouding van het veerpatroon blauwkras tegenover blauw en vond dat blauwkras (C) over blauw (c) domineert. Verder concludeert hij tot dominantie van blauw (cc II) over zilver (ccii), van zwart (SSII) over zilver (ssccii) en van zwart (SSII) over dun (ssii).

BONHOTE en SMALLEY <sup>5)</sup> toonden reeds in 1911 dominantie van blauw over zilver aan, en noemen zilver verdund blauw. Eveneens vermelden zij de dominantie van den krassings-factor (C) over blauw (c). De sex-linked erfelijkheid werd bij blauw en zilver niet door hen gevonden. In plaats van I en i, wordt door hen voor den dichtheidsfactor c en voor den verdunningsfactor d voorgesteld (c is dan concentration, d = dilution).

Betreffende de erfelijkheid van grijs, blauw en blauwkras, vonden zij dominantie van grijs over blauw en onduidelijke dominantie van grijs over kras, terwijl blauw recessief bleek te zijn tegenover blauwkras. Zij nemen bij grijs drie factoren aan: B, W, en G, resp. voor blauw, wit en grijs. De factoren W en G combineren zich dan in hun vererving en worden daarom door hen alleen aangeduid met G. De combinatie van rood en grijs, wordt door hen „mealy” genoemd. Een mealy is dan een grijze, bij welke het wit geheel of gedeeltelijk door rood is vervangen. Rood en grijs (R en G) vererven dan eveneens gecombineerd. Daarbij is mealy dominant over grijs.

MORGAN <sup>4)</sup> (1911) onderzocht enkele eigenschappen van pauwstaarten, zwaluwduif, turbit en starling. De starling bezit een witte vlek op het hoofd, de turbit heeft een gekleurd hoofd. MORGAN vond, dat de witte vlek van de starling dominant was over de effen kleur van het hoofd van de turbit. De donker gekleurde vleugelbanden van de turbit domineeren over de witte vleugelbanden van de starling.

In 1914 vermeldt COLE <sup>6)</sup> de resultaten van zijn proeven over de erfelijkheid van rood, zwart, blauw, geel, dun, zilver en wit. Hij veronderstelt, dat zwart pigment veroorzaakt wordt door één factor B, welke aan rood (R) wordt toegevoegd. Zwart is dan dominant of beter epistatisch over rood (R). Dit rood wordt door hem beschouwd als de grondkleur van alle duiven. Indien er dus geen andere factoren aanwezig zijn, die invloed uitoefenen op de werking van den factor R, zal een duif rood zijn.

Wat de erfelijkheid van wit betreft, neemt COLE aan, dat hier vele factoren, nog onbepaald in aantal, bij betrokken zijn ( $W_1, W_2, \dots, W_n$ ). Deze factoren beletten de vorming van pigment in die streken van het veerenkleed, die ze beïnvloeden. Een duif, die in bezit is van al deze factoren ( $W_1-W_n$ ), zal dan volkomen wit zijn.

Wat de erfelijkheid van wit betreft, hierover zijn de resultaten van de onderzoeken vrijwel gelijkluidend.

DONCASTER <sup>8)</sup> (1912) onderzocht eveneens de verhouding van zwart en wit bij pauwstaarten. De  $F_1$  uit zwarte  $\times$  witte pauwstaart gaf in totaal 20 jongen, allen zwart met wit. De  $F_2$  bestond uit 3 wit, 7 wit met zwart, 2 zwart met wit en 1 blauw met wit.

Een 2e paring van  $F_1$ -dieren gaf een  $F_2$  van 18 jongen, waarvan 6 wit, 4 wit met zwart, 5 zwart met wit en 3 blauw met wit. Hij concludeert daaruit, dat de factor voor blauw door wit was ingebracht, dat deze recessief is tegenover zwart en dat daardoor de blauwe kleur pas in  $F_2$  te voorschijn kon komen.

Bij kruising van een ras met bevederde voeten en een met onbevederde, verkreeg DONCASTER een  $F_1$ , die halfbevederd was; de  $F_2$  bestond uit 12 bevederd, 15 halfbevederd en 7 onbevederd. Een  $F_1$  uit onbevederd  $\times$  onbevederd bestond uitsluitend uit onbevederden. DONCASTER concludeert, dat bevederd onvolkomen dominant is over onbevederd. Op grond van deze resultaten lijkt het mij beter deze vererving intermediair te noemen.

COLE EN KIRKPATRIC <sup>11)</sup> (1915) trachtten de oorzaak op te sporen van het ontstaan van meer mannelijke dan vrouwelijke duiven. Deze hyperandry was reeds door DARWIN <sup>1)</sup> opgemerkt.

DARWIN gaf hiervoor twee oorzaken aan:

- 1e dat ♂♂ in grooter aantal gevormd worden,
- 2e dat ♂♂ langer leven en er dus bij de ♀♀, in de eerste levensjaren, een grotere relatieve sterfte voorkomt.

CUNÉOT vond een verhouding van 115,87 ♂♂: 100 ♀♀. COLE 105,03: 100 onder 570 duiven; onder 1648 dieren 105,23: 100, en onder 1800 104, 31: 100. COLE EN KIRKPATRIC nemen op grond dezer proeven een geboorteverhouding aan van 105 ♂♂: 100 ♀♀. Zij vonden dus, evenals DARWIN, een overproductie van mannelijke duiven. Zij noteerden verder een grooter sterftecijfer bij vrouwelijke dieren dan bij mannelijke, gedurende de 2 of 3 eerste jaren van hun volwassen leeftijd, vooral op den leeftijd van 1 tot 2 jaar. Zij spreken dan deze meening uit:

„De grotere sterfte van de ♀♀ bij duiven op vroeg volwassen leeftijd, te samen met het grooter aantal ♂♂ bij de geboorte (105 : 100), is in hoofdzaak aansprakelijk voor de aanzienlijke overvloed ♂♂, welke in volwassen toestand aanwezig zijn.”

De onderzoekingen van NUTTALL <sup>12)</sup> (1918), welke met postduiven geschieden, leidden tot de conclusie, dat rood over zwart domineert; het krassingspatroon van rood en zwart domineert over het gebande patroon van vaal en blauw. Roodkras en blauwkras zijn wat patroon aan-

gaat gelijk en verschillen alleen in den factor voor kleur, even als vaal en blauw.

Als factor voor rood pigment neemt hij aan R, voor zwart pigment r; als patroonfactor voor kras C, voor geband c.

Een roodkras kan derhalve zijn RRCC, RrCC, RRCc of RrCc; een blauwkras rrCC of rrCc; een vale RRcc of Rrcc en een blauwe is dan de dubbel recessieve rrcc.

COLE en KELLEY <sup>13)</sup> (1919) deelen mee, dat er, volgens resultaten van anderen en van henzelf, 2 soorten van rood aanwezig blijken te zijn, n.m.l. rood, dat zich dominant, en rood, dat zich recessief tegenover zwart gedraagt. Zij meenen tevens, dat er nog een afzonderlijk dominant roodgrijs bestaat.

Dominant rood stellen zij door den factor A voor, zwart door B en recessief rood door R.

De factor A van COLE en KELLEY is dus dezelfde als de factor R van NUTTALL; eveneens is B van COLE gelijk aan r van NUTTALL.

Tevens meenen COLE en KELLEY, dat de werking van A bestaat in onderdrukking van de werking van den factor B, waardoor de door R veroorzaakte grondkleur weer te voorschijn kan komen. Een A-vogel bevat dus de factoren A, B en R. Er is een duidelijk onderscheid in voorkomen van een dominant-roode en van een recessief-roode. De factor A is, evenals I, sex-linked; de roode ♀ is daarbij steeds de heterozygoot, evenals dit met ♀♀ het geval was, wat betreft den factor I. Een roode ♀ zal dus steeds AaIi als genotypische formule hebben.

Een onderzoek over de erfelijkheid van de veerpatronen, welke voorkomen bij de dragers van zwart pigment (B-factor) werd verricht door SARAH VAN HOSEN-JONES <sup>14)</sup> (1923). Zij onderscheidt geheel zwarten, black-bluetail (zwartkras), blauwkras, „sooty”, blauw, en blauw zonder vleugelbanden. Als factoren hiervoor neemt zij aan: S voor zwart, T voor zwartkras, C voor blauwkras, So voor Sooty, c voor blauw en b<sub>a</sub> voor blauw zonder banden (bar-less). Zij meent, op grond van haar onderzoekingen, dat deze patronenreeks een epistatische serie vormt en geen allelomorphe. Bij rooden (A) werden door haar de overeenkomstige veerpatronen niet gevonden.

Een onderzoek over de stuitkleur, welke wit en blauw kan zijn, leverde hetzelfde resultaat op als STAPLES-BROWNE in 1912 verkreeg, n.m.l. dat witte stuitkleur dominant is over blauwe.

CHRISTIE en WRIEDT <sup>15)</sup> (1923) onderzochten verschillende aftee-

keningen, welke bijzondere eigenschappen zijn van bepaalde rassen.

Voor het onderzoek betreffende de schildteekening en gelijkmatig gekleurde veeren gebruikten zij Noorsche petenten en eenkleurige Deensche tuimelaars. Uit 5 paringen verkregen zij 37 jongen, allen éénkleurig. Bij terugkruising van deze  $F_1$  met dieren met schildteekening verkregen zij 44 jongen, waarvan 24 schildteekening vertoonden, 10 eenkleurig waren en 10 gekleurd met witte kop. Zij nemen een recessieve factor  $p$  aan, welke de witte kop, hals, buik en borst bepaalt en een andere recessieve factor  $k$  voor alleen de witte kop.

De formule van de petenten wordt dan  $ppkk$ . Eenkleurigen zijn dan  $p + k +$ . (Zij schrijven hiervoor  $\frac{+}{p} \frac{+}{k}$ , waar de  $+$  teekens dominante factoren voorstellen, die de manifestatie van de factoren  $p$  en  $k$  beletten.) Bij terugkruising kunnen we dus krijgen:

$\frac{+}{p} \frac{+}{k}$	(eenkleurigen)	verwacht uit 44	11,	verkregen 10.
$\frac{+}{p} \frac{k}{k}$	(met wit hoofd)	„	„ 44 11,	„ 10.
$\frac{p}{p} \frac{k}{k}$	(schildteekening)	„	„ 44 22,	„ 24.
$\frac{p}{p} \frac{+}{k}$				
$\frac{p}{p} \frac{+}{k}$				

Bij kruising van dieren met eksterteekening en eenkleurigen, vonden ze dominantie van eenkleurigen, en monohybride splitsing in  $F_2$ .

Door verdere onderzoekingen toonden ze aan, dat de roode kleur van de petenten dominant was over zwart, dat deze dus den A-factor bevatten, welke COLE hiervoor heeft voorgesteld.

Betreffende de erfelijkheid der snavellengte, welke bij Deensche tuimelaars gemiddeld 23 mM. is, en bij de petenten 18,2, vonden ze een gedeeltelijke dominantie der middellange snavels der Deensche tuimelaars. Bij  $F_1$ -dieren varieerde deze tusschen 19 en 21,5 m.M. Het komt mij beter voor de  $F_1$ -dieren, in dit opzicht, intermediair te noemen.

Eveneens werd onderzocht de eigenschap „Rundkappe” der Petenten, d.w.z. een kap van naar voren gerichte veeren op het achterhoofd. De Deensche tuimelaars zijn z.g. gladkoppig. 80  $F_1$ -jongen uit deze paring waren allen gladkoppig, waaruit een volledige dominantie van gladkoppig blijkt. Bij terugkruisingen in  $F_2$  verschenen echter ook

anders gevormde kappen; de veeren vormden een kegelvormige opgerichte spits in den nek. In verband met het optreden van deze anders gevormde kappen, nemen zij nog een of meer andere, nog niet geanalyseerde factoren aan.

De resultaten van het onderzoek der erfelijkheid van de zwarte (donkerbruine) iriskleur der petenten en de witte iriskleur van Deensche tuimelaars zijn de volgende:

Van de  $F_1$ -dieren dezer paring hadden 18 witte en 13 oranje gekleurde iris. Donkerbruine iriskleur was dus in de  $F_1$  afwezig. Vele  $F_1$ -individen hadden een gekleurde kop en, in verband met het vermoeden van STAPLES-BROWNE (1908), dat er een vaste verbinding bestaat tusschen donkerbruine iris en witte veerkleur van den kop, meenen zij, dat hierin de verklaring gezocht moet worden. Evenals STAPLES-BROWNE meenen zij, dat donkerbruine iriskleur recessief is tegenover oranje en deze weer tegenover wit gekleurde iris.

De mededeelingen van METSELAAR,<sup>16)</sup> en<sup>17)</sup> (1923), bevatten slechts een opsomming van de resultaten der onderzoekingen van COLE, STAPLES-BROWNE, BONHOTE en SMALLEY e.a. betreffende de erfelijkheid van zwart, blauw, dun (leverkleurig) en zilver; bovendien wordt de verhouding van recessief rood en geel, het bestaan van dominant (A-) rood en de sex-linked erfelijkheid van de factoren A en I vermeld.

WRIEDT en CHRISTIE<sup>18)</sup> vermeldten in 1925 een derde aan het geslacht gebonden eigenschap bij duiven.

Bij de Deensche tuimelaars, waarmee zij werkten, komt een veertcekening voor, door hen „*Sprenkelung*” genoemd, waarschijnlijk eenzelfde veerpatroon als bij de Nederlandsche fokkers als „getijgerd” bekend is. Zij onderscheidden: 1e wit-zwart getijgerden, waarbij zwarte vlekken voorkomen op een witten ondergrond; 2e bruin-zwart getijgerden, waarbij zwarte vlekken op een bruinen ondergrond aanwezig zijn, en 3e geel-leverkleurig getijgerden, waarbij leverkleurige vlekken op gelen ondergrond voorkomen. De geel-leverkleurig getijgerden verschillen van de bruin-zwart getijgerden in den factor I.

De vlekken op den vleugel zijn doorgaans klein; meestal is het slechts een gedeelte der veeren, dat de vlek bezit, zelden de geheele veer.

WRIEDT en CHRISTIE toonden aan, dat getijgerd veroorzaakt wordt door een dominante factor, door hen St genoemd, welke sex-linked is; het  $\varphi$  is steeds heterozygoot (Stst).



De getijgerden worden donkerder van kleur na de eerste rui; de ♂♂ ook na elke volgende ruiperiode.

Uit de koppelingsverschijnselen betreffende de factoren St en I blijkt dat de afstand tusschen hen zeer groot moet zijn.

WRIEDT en CHRISTIE nemen voor zwart een factor R aan, voor recessief rood r. Zij vonden verder, dat er een dominante factor B bestaat, die bij heterozygotie (Bb) bruine kleur geeft, als de factor R (voor zwart) niet aanwezig is. Bij A-individuen, ook als zij heterozygoot voor A zijn (Aa), en dan dus zwart bevatten, geeft het aanwezig zijn van Bb eveneens een bruine kleur. Bovendien vonden zij, dat homozygoot bruin (BB) phänotypisch niet van gewoon zwart (RR of Rr) is te onderscheiden. rrBb typen zijn dan bruin, rrbb rood. Paring van bruin (rrBB) × recessief rood (rrbb), gaf, geheel in overeenstemming met de verwachting, 16 bruine nakomelingen.

Deze F<sub>1</sub>, teruggepaard met recessief rood, (dus rrBb × rrbb), gaf 11 bruinen en 13 rooden (verwacht 12 : 12).

Uit een paring van 2 F<sub>1</sub>-dieren (rrBb × rrBb) verkregen zij: 2 zwarten of homozygoot bruinen (rrBB), 8 bruinen (rrBb) en 1 roode (rrbb). (verwacht 2.75 : 5.5 : 2.75).

Zwarten (homozygoot voor R), gepaard met bruinen, gaven in 7 proeven 52 nakomelingen, allen zwart.

Zwarten, heterozygoot voor R, maar homozygoot voor B (dus RrBB), gaven 15 jongen, allen phänotypisch zwart.

Zwart (RrBB) × zwart (RrBb) gaf 9 jongen, waarvan 7 zwart en 2 bruin (verwacht 7.875 en 1.125).

Zwart (RrBB) × recessief rood (rrbb) gaf in totaal uit verschillende paringen 36 jongen, waarvan 18 zwart en 18 bruin (verwacht 18 : 18).

Tenslotte verkregen zij uit verschillende paringen van zwart (RrBb) met recessief rood (rrbb) 16 zwarten, 9 bruinen en 18 rooden, terwijl verwacht werd 21.5 : 10.75 : 10.75.

Verder vonden WRIEDT en CHRISTIE, dat er een factor (bm) bestaat, die recessief is, en indien aanwezig bij heterozygoot bruin (Bb), invloed uitoefent op de kleur van stuit en staart. Zij spreken dan van „durchgefärbtes” en „nicht-durchgefärbtes” bruin. Bmbm of BmBm is dan durchgefärbtes bruin, bmbm is dan nicht-durchgefärbtes bruin. Bij de laatsten zijn stuit, staart en buik ongeveer muisgrijs van kleur.

Bovendien vonden zij bij de wit-zwart getijgerden, die dus St be-

vatten, een dominanten factor We voor witte kleur. Zij meenen te kunnen aannemen, dat de factor We, evenals St, aan het geslacht gebonden vererft en met St sterk gekoppeld is.

Ten slotte concludeerden zij, dat het optreden van veeren aan de beenen moet worden toegeschreven aan een factor H, en dat deze eigenschap onvolledig dominant is over onbevederde beenen, gelijk ook DONCASTER vond.

## TWEEDE HOOFDSTUK

### ROOD EN ZWART

Afgezien van de verschillende kleurpatronen en afteekeningen, bevatten de veeren der duiven slechts 2 soorten pigment, nl. rood en zwart.

LLOYD-JONES (1915) toonde, zoowel microscopisch als chemisch, een duidelijk onderscheid aan tusschen zwart en rood pigment. Bij tuimelaars onderzocht hij rood en geel, zwart en leverkleurig (dun), en blauw en zilver.

Rood en geel (evenals zwart en leverkleurig, en blauw en zilver) verschillen slechts, gelijk gebleken is uit de onderzoekingen van COLE, STAPLES-BROWNE e.a., door één enkelen factor. Rood, zwart, en blauw vormen daarbij de reeks van de „Intensen”, waarvoor factor I aangenomen werd; geel, leverkleur en zilver de verdunde serie (i).

LLOYD JONES vond bij zijn microscopisch onderzoek der veerpigmenten bij rooden, roodbruine, uitsluitend bolvormige pigmentkorrels, ongeveer  $0.3\ \mu$  in doorsnee.

Bij gelen is het pigment veel spaarzamer verdeeld dan bij rooden; bovendien zijn de korrels niet bolvormig, maar is het pigment aanwezig als onregelmatige vormlooze klompen of agglomeraties. Deze agglomeraties van pigment zijn fijnkorrelig van structuur.

Bij zwarten bleken er twee duidelijk te onderscheiden soorten pigment te bestaan: 1e zwart gekleurde, goed omgrensde, bolvormige korrels,  $0.5\ \mu$  in doorsnee, 2e zwart gekleurde staafvormige pigmentkorrels,  $0.8\text{---}1.5\ \mu$  lang en  $0.2\ \mu$  in doorsnee.

Sommige zwarten bezitten uitsluitend bolvormige, anderen weer staafjesvormige pigmentkorrels; de meesten echter bevatten beide soorten pigment, waarbij nu eens de bolvormige, dan weer de andere korrels in grootere hoeveelheid aanwezig zijn.

De leverkleur (dun) wordt gevormd door hetzelfde pigment als

zwart, alleen is de absolute hoeveelheid belangrijk geringer. Als regel kan men aannemen, dat hier alleen pigmentkorrels aanwezig zijn, welke bolvormig en minder dan  $0.25 \mu$  in diameter zijn.

Wat het microscopisch onderzoek van blauw en zilver aangaat, zij hier alleen vermeld, dat zij zich slechts van zwart en dun onderscheiden in de rangschikking der pigmenten in de cellen. Bij de bespreking der kleurpatronen zal hierover uitvoeriger worden gehandeld.

Bij het chemisch onderzoek maakte LLOYD-JONES gebruik van de methode van GORTNER. Een zekere hoeveelheid veeren wordt hiervoor gewogen, in een beker gedaan en daarna overgoten met 2.5 % NaOH (20 cc per gram veeren). Vervolgens wordt dit mengsel gekookt tot de veeren uiteenvallen, welke tijdsduur ongeveer 25 minuten voor zwarte en 12 minuten voor roode veeren bedraagt. De massa wordt dan door een porcelein-filter, welke bedekt is met witte zijde, gefiltreerd. Dit filtreren gaat zeer langzaam wegens de gelatine van de veer, speciaal van de schacht. Het filtraat wordt vervolgens licht zuur gemaakt door toevoeging van HCl, waardoor een zeer lichtvlokkig neerslag ontstaat. Dit neerslag wordt nu van de vloeistof gescheiden, verscheidene malen gewassen en dan gedurende enkele minuten gekookt in 95 % alcohol, welke inwerkt op de keraton-producten, en wordt daarna gedroogd in een schoteltje, waarvan het gewicht bekend is.

Wat rood pigment aangaat vond LLOYD-JONES, dat de oplossing reeds na enkele minuten koken roodbruin gekleurd is, en nadat de massa gefiltreerd is, blijkt de overblijvende veer bijna kleurloos te zijn. Het pigment gaat dus vlug en geheel in oplossing. Deze oplossing is ook na filtratie doorschijnend, helder roodbruin. Door de HCl wordt practisch al het pigment neergeslagen, maar de overblijvende vloeistof behoudt toch een roode tint.

Geel pigment gedraagt zich in dit opzicht evenals rood. Bij zwarte veeren wordt de oplossing niet zwart, voordat de baardjes volkomen stuk zijn. De zwarte korrels zijn zeer resistent en zelfs na lang koken vinden we bij microscopische beschouwing van een druppel vele korrels intact en in hun oorspronkelijke grootte en vorm. Door het zoutzuur wordt practisch alle pigment neergeslagen en de oplossing die overblijft is nagenoeg helder.

Rood pigment droogt langzaam, blijft eenigen tijd als een pasta, welke bij droging donkerder wordt. Geheel gedroogd en verpoederd is het zeer donkerbruin, maar nog duidelijk te onderscheiden van het

zwarte pigment. Dit laatste droogt gemakkelijk, zonder veel verandering.

Bovendien toonde LLOYD-JONES aanmerkelijke verschillen aan in het gedrag van rood en zwart pigment tegenover verschillende reagentia, terwijl hij tevens vond, dat wanneer de dichtheidsfactor I aanwezig is, er ongeveer drie maal zooveel pigment gevormd wordt, als bij afwezigheid (i), hetgeen zoowel geldt voor zwart als voor rood pigment.

Wat de erfelijkheid van rood en zwart pigment betreft, is er eenigen tijd eenige onzekerheid geweest aangaande de dominantie van rood over zwart of zwart over rood. Verschillende onderzoekers kregen andere resultaten, tot men ten slotte inzag, dat men 2 soorten rood onderscheiden kan, nl. één domineerend en één recessief tegenover zwart.

COLE (1914) vond bij tuimelaars dominantie van zwart over rood. Hij beschouwt rood als de fundamentele kleur bij duiven, zooals dit waarschijnlijk eveneens het geval is bij hoenders en zoogdieren. Rood is dus altijd aanwezig, en wanneer we hiervoor een factor R aannemen, zal deze factor dus nooit ontbreken in de genotypische formule van een duif. Daardoor zal elke duif, bij afwezigheid van andere wijzigende of onderdrukkende factoren rood zijn. COLE geeft aan, dat er bij deze recessieve rooden nog een aanmerkelijke variatie van tint voorkomt en hij veronderstelt, dat deze tinten veroorzaakt worden door bepaalde wijzigende factoren.

Zwart wordt dus volgens COLE veroorzaakt door één enkelen aan rood toegevoegden factor. Zwart is dominant of, juister, epistatisch over rood en hiervoor neemt hij een factor B aan. Is de factor voor intensiteit (I) aanwezig en B afwezig, dan zal een duif rood zijn; zijn B en I beide aanwezig, dan is zij zwart. COLE deelt nog mee, dat er ook rooden schijnen voor te komen, waaruit zwarten te verkrijgen zijn.

In 1919 vermelden COLE en KELLEY, dat nog een 2e factor in staat is rood pigment te produceeren, ook indien B, de factor voor zwart, aanwezig is. Voor deze rooden nemen zij den factor A aan. Deze A-rooden geven, met homozygote zwarten, rooden; dit type rood is dus domineerend over zwart, ter onderscheiding van het recessieve rood (aabbRR) Kenmerkend voor den A-factor is, volgens COLE en KELLEY, dat zij het zwarte pigment wijzigen, doch zelf geen rood pigment vormen. Zij komen tot deze conclusie, daar zij een serie van roodgrijzen hebben

verkregen, welker kleur over zwart domineert; deze roodgrijze kleur is blijkbaar aan de werking van denzelfden A-factor toe te schrijven. Bij de bespreking van de erfelijkheid van de grijzen en de roodgrijzen in een der volgende hoofdstukken, kom ik hierop uitvoeriger terug (p. 112 vv.).

COLE en KELLEY deelen nog mee, dat bij domineerende rooden geen uniform roode kleur voorkomt, zooals de recessief rooden die bezitten, en meenen, dat een domineerende roode altijd B en A bevat, dus van de formule BA is.

De veeren van een A-roode zijn, volgens hen, zelden geheel effen rood gekleurd, maar vertoonen een min of meer blauwachtige kleur aan de basis der veeren, waar de roode kleur uitloopt. Het domineerende rood is dieper en warmer van tint dan dat van de recessieve rooden.

STAPLES-BROWNE (1908) verkreeg uit een kruising van zwarte valkenet met witte pauwstaart een  $F_1$ , welke vrijwel zwart was. Deze zwarte  $F_1$ -dieren gaven, onderling gepaard, een  $F_2$  waarin ook rooden verschenen. Blijkbaar waren zijn zwarte valkenetten heterozygoot voor rood (BbRR). Hier dus eveneens een domineeren van zwart over rood.

MORGAN (1911) kruiste een roode „turbit” met een zwarte „starling”, voor onderzoek der erfelijkheid van de kuif en de jabot, welke bij de „turbit” voorkomen. De  $F_1$  bracht 2 jongen voort, beiden rood. Deze gaven, onderling gepaard, een  $F_2$ , bestaande uit 5 rooden en 3 zwarten. Hier blijkt dus dominantie van rood over zwart te bestaan en zal de roode turbit den A-factor gedragen hebben. In de  $F_2$  kan men dan, onder 8 nakomelingen, 6 rooden en 2 zwarten verwachten.

NUTTALL (1917) deed zijn proeven eveneens met postduiven. Hij had roodkrassen en valen, en blauwkrassen en blauwen, waarvan de beide eerste typen dus rood pigment, de twee laatste zwart pigment bezitten. Hoewel hij veel materiaal had, verliezen de resultaten van zijn proeven toch in waarde, aangezien de genotypische formules van zijn vogels hem onbekend waren. Hij komt tot de conclusie dat rood domineert over zwart. Voor rood neemt hij aan den factor R, voor zwart r, dus overeenkomend met de factoren A en B, welke COLE hiervoor aanneemt. Zooals is meegedeeld, waren aan NUTTALL de genotypische formules zijner vogels onbekend; hij nam echter aan, dat er van elke mogelijke combinatie een gelijk aantal individuen onder zijn proefdieren aanwezig waren. Uit zijn paringen roodkras  $\times$  roodkras verkreeg hij onder 71 nakomelingen 58 rooden en 13 zwarten.

Uit roodkras  $\times$  vaal (dus eveneens rood  $\times$  rood), 39 rooden en 6 zwarten, en uit vaal  $\times$  vaal onder 33 nakomelingen 28 rooden en 5 zwarten.

Uit roodkras  $\times$  blauwkras en roodkras  $\times$  blauw, verkreeg NUTTALL respectievelijk 43 rood en 52 zwart, en 24 rood en 16 zwart.

Uit blauwkras  $\times$  blauwkras en blauwkras  $\times$  blauw, verkrijgt hij uitsluitend zwarten, op één uitzondering na, waar uit een paring van blauwkras  $\times$  blauw een roodkras en een vale verschenen. Waarschijnlijk is hier, daar alle duiven bij elkaar in één hok aanwezig waren, een andere  $\delta$ , roodkras of vaal, als vader van de 2 jongen te beschouwen. Van hetzelfde paar verkreeg NUTTALL later 14 jongen, allen blauwkras of blauw (dus zwart pigment bevattend).

CHRISTIE en WRIEDT (1923) vonden eveneens bij de roode Noorsche petenten waarmee zij werkten, dat dit rood dominant was t.o. van zwart.

#### *Eigen resultaten betreffende Rood en Zwart*

Als rood heb ik al die duiven beschouwd, welke rood pigment bevatten, daarbij de kleurpatronen buiten beschouwing latend; dus: valen, roodvalen, roodkrassen en rooden; als zwart: blauw, blauwgehamerd, blauwkras, zwartkras en zwart. Aangezien in een volgend hoofdstuk op deze kleurpatronen nader zal worden ingegaan, zal ik hiervan thans geen nadere beschrijving geven.

Geen van mijn rooden beantwoordt aan de beschrijving van een uniform rood, zooals COLE en anderen die hebben gegeven; alle komen precies overeen met de beschrijving welke COLE gaf voor de A-rooden.

Evenals NUTTALL kom ik tot de conclusie, dat rood bij postduiven dominant is over zwart.

Uit een groot aantal paringen van rood en zwart verkreeg ik in het geheel 220 nakomelingen. De roode ouders waren allen voortgekomen uit rood  $\times$  zwart. Onder deze 220 jongen waren 104 rooden en 116 zwarten (Verwacht 110 : 110). Uit enkele paringen van rood en rood, waarbij beide ouders heterozygoot waren, dus voortgekomen uit rood en zwart, waren onder de 16 nakomelingen 12 rooden en 4 zwarten, precies in overeenstemming met de verwachting.

128 jongen, uit zwart  $\times$  zwart, waren allen zwart.

Hieruit volgt dus, dat rood bij postduiven dominant is over zwart.

Geen enkele maal verkreeg ik uit 2 zwarten een roode. Een duiven-

fokker te Nijmegen, die eveneens uitsluitend postduiven fokt, vertoonde mij in 1924 een paar zeer eigenaardig rood gekleurde jonge duiven, welke hij uit de paring van twee blauwkrassen had gefokt. Aangezien onder zijn dieren geen enkele roode voorkwam, was de mogelijkheid uitgesloten, dat deze twee jongen niet van twee zwarten afkomstig waren. De algemeene indruk van deze rooden was een uniform rood; krassing was niet waar te nemen. De staart was blauwachtig en vertoonde een rooden gloed, precies alsof er „roest” op aanwezig was. Enkele vleugelveeren waren gedeeltelijk duidelijk rood, gedeeltelijk blauw. Microscopisch was in deze veeren zoowel rood als zwart pigment te onderscheiden. Beide jongen waren ♂♂. Een der jonge ♂♂ werd in 1925 gepaard met een blauwkras ♀ en gaf in het geheel 4 jongen, allen blauwkras.

Een verklaring van het optreden van deze twee jonge duiven, welke plaatselijk zwart en rood pigment in één veer hadden, is moeilijk te geven. Als we aannemen, dat we hier te doen hadden met recessief rood, zou de eigenaardige verkleuring van de staart, welke in hoofdzaak blauw was, met nog slechts onduidelijke aanduiding van den staartband, en het optreden van gedeeltelijk blauw en rood gekleurde vleugelveeren, niet te verklaren zijn.

De 3 andere jongen, welke uit hetzelfde paar voortkwamen, dat de 2 rooden gaf, waren allen blauwkras. De beide ouders vertoonden in hun veeren wel een duidelijk „rooddoorgeslagen” of „kitiness”, waarvan COLE en STAPLES-BROWNE eveneens melding maken.

Misschien is hier, door een tijdelijke pathologische afwijking in ovaria of testes der ouderdieren, een bijna geheel wegvallen van het zwarte pigment bij de jongen veroorzaakt, zoodat de recessief-roode kleur, welke volgens COLE in elke duif aanwezig is, voor het grootste deel te voorschijn kon komen.

Een eigenaardig en zeer opvallend verschijnsel bij domineerende rooden is, dat de zwarte staartband, welke aanwezig is bij alle zwarten (behalve bij geheel zwarten, waar deze in verband met de absolute zwart-kleuring van de staartveeren niet kan worden waargenomen), hier *niet* als een roode band aan het distale einde van den staart optreedt, en de staartveeren bovendien zeer weinig rood van kleur zijn.

De staart is meestal geheel meelgrauw of iets blauwachtig van tint, van de basis tot aan het distale einde. De slagpennen bij de rooden bevatten daar het meeste roode pigment, waar bij de zwarten de pigmen-



tatie het geringst is, d. w. z. in het midden van de binnenste vlag. De buitenvlag, en top en omtrek van de binnenvlag, vertoonen in het algemeen dezelfde kleur als de staart, dus meelgrauw of iets blauwachtig. In opgevouwen toestand is van de slagpennen alleen de buitenvlag, de top en een klein gedeelte van de binnenvlag langs de schacht, te zien. Daardoor krijgt men den indruk, dat de slagpennen dezelfde kleur bezitten als de staart, dus eveneens meelgrauw of iets blauwachtig zijn.

De werking van den A-factor is dus niet een eenvoudig vervangen van zwart door rood pigment. Er is nog duidelijk een bijzondere werking op staart en vleugelpennen aanwezig.

De meening van COLE, dat de A-factor slechts werkt als onderdrukker van het zwarte pigment (B), is eigenlijk een hypothese, die door geen enkel goed bewijs wordt gestaafd.

Volgens deze veronderstelling zou elke dominant-roode de genotypische formule AABB of AaBB hebben, en wanneer we nu eveneens rekening houden met het vermoeden van verschillende onderzoekers, dat de factoren voor recessief rood bij elke duif aanwezig zijn, dan zal, wat kleurfactoren aangaat, een dominant-roode duif zijn AABBRR of AaBBRR; een zwarte aaBBRR of aaBbRR en een recessief-roode aabbRR. In deze formules stelt A dan de aanwezigheid van den factor voor domineerend rood voor, a de afwezigheid daarvan; B is dan de factor voor zwart pigment, b stelt voor de afwezigheid van dezen factor en ten slotte is R de factor voor recessief rood.

Wat de onderzoekingen van LLOYD-JONES, over de microscopische en chemische eigenschappen van het roode en zwarte veerpigment, betreft, meen ik te kunnen veronderstellen, dat hier pigment van het recessieve (R) rood is onderzocht, aangezien de door hem onderzochte roode tuimelaars, zoover mij bekend is, en zooals ook blijkt uit de proeven van COLE, en COLE en KELLEY, alleen recessief-rooden bevatten. Een onderzoek van het roode pigment van dominant-rooden, is tot heden, zoover mij bekend, niet verricht. Indien zou blijken, dat, microscopisch en chemisch, recessief- en dominant-roode veerpigmenten identiek zijn, dan zou dit een sterk argument zijn voor de meening van COLE, dat alle dominant-rooden de factoren A, B en R bevatten, en dat de werking van den A-factor in hoofdzaak bestaat in onderdrukken van de werking van den B-factor, waardoor de R-factor zich weer kan manifesteren en in samenwerking met den A-factor, de typische aan dominant-roode dieren eigen kleur optreedt.

## De aan het geslacht gebonden vererving van den A-factor

Naarmate de erfelijkheidsonderzoekingen vorderden, bleek meer en meer, dat de meening van velen, dat er geen verschil was tusschen de nakomelingen der reciproke kruisingen, niet juist was.

In het „Handboek der Algemeene Erfelijkheidsleer”, vermeldt SIRKS, dat KOELREUTER in 1763, op grond van de resultaten zijner proeven met twee tabaksoorten, de conclusie trok, dat het onverschillig is, welke van deze soorten als vader, welke als moeder genomen wordt, daar de nakomelingen in beide gevallen gelijk zijn. Deze meening werd in 1849 door GAERTNER bevestigd, en in 1863 en 1865 eveneens door NAUDIN onderschreven. Later deelde ook MENDEL, naar aanleiding zijner eigen proeven, mee, dat de hybriden der reciproke kruisingen steeds gelijk zijn.

Na 1900 zijn verschillende onderzoekers tot de conclusie gekomen, dat op dezen regel zeer veel uitzonderingen bestaan.

Een belangrijke groep van oorzaken, waardoor reciproke bastaarden kunnen verschillen, zijn de „aan het geslacht gebonden” eigenschappen, door de Amerikanen „sex-linked” genoemd. In 1906 en 1908 toonde DONCASTER voor het eerst aan het geslacht gebonden erfelijkheid aan bij *Abraxas grossulariata* en *A. laticolor*.

Latere onderzoekingen toonden aan, dat ook bij andere diersoorten verschillende eigenschappen aan het geslacht gebonden zijn. Bij hoenders waren het SPILLMANN, GOODALE, PEARL, SURFACE, BATESON, PUNNETT e. a., die op grond van hun onderzoekingen bewezen, dat zeer vele eigenschappen „sex-linked” zijn.

Bij duiven waren het COLE en STAPLES-BROWNE, die het eerst aan het geslacht gebonden eigenschappen aantoonde. In 1912 en 1914 deelde COLE mee, dat de factor I, welke de serie der „intensen” vormt, sex-linked is. De ♀♀ der intensen (zwart, blauwkras, blauw, rood), welke den factor I bezitten, zijn dus alle heterozygoot voor I, derhalve Ii. Uit de paring Ii ♂ × Ii ♀, waar een verhouding

2 I ♂♂ : 1 Ii ♀ : 1 ii ♀ verwacht werd, verkreeg COLE, onder 398 nakomelingen, 220 I ♂♂, 90 Ii ♀♀ en 88 ii ♀♀ (verwacht 199 : 99.5 : 99.5). Uit de kruising Ii ♂♂ × ii ♀♀, waarbij een gelijk aantal Ii ♂♂ en ♀♀ en ii ♂♂ en ♀♀ verwacht werden, waren, onder 350 jongen, 106 Ii ♂♂, 73 ii ♂♂, 87 Ii ♀♀ en 85 ii ♀♀. Verwacht: 87.5 : 87.5 : 87.5 : 87.5. Ten

slotte leverde de kruising  $ii\delta\delta \times Ii\varphi\varphi$  op: 124 Ii  $\delta\delta$  en 115 ii  $\varphi\varphi$  (verwacht 119.5 : 119.5).

STAPLES-BROWNE vermeldde, eveneens in 1912, dat de factor I aan het geslacht gebonden is.

Uit zwart  $\delta \times$  zilver  $\varphi$  verkreeg hij uitsluitend zwarte nakomelingen, ongeveer evenveel  $\delta\delta$  als  $\varphi\varphi$ .

Uit zwart  $\varphi \times$  zilver  $\delta$  kwamen zwarten en zilveren; de zwarten alle  $\delta\delta$ , de zilveren  $\varphi\varphi$ .

Eveneens deelde hij mee, dat de tortelduif (*T. turtur*) en de Barbarische duif (*T. risorius* var. *domesticus*), gekruist met de witte Javaanse duif, (een variëteit van de *T. risorius*) een sex-linked erfelijkheid van de kleur vertoonen.

In 1919 toonden COLE en KELLEY aan, dat ook de A-factor aan het geslacht gebonden erfelijkheid vertoont. Alle  $\varphi\varphi$  A-duiven zijn dus heterozygoot (Aa).

COLE en KELLEY paarden eerst heterozygoot roode  $\delta\delta$  (Aa) met roode  $\varphi\varphi$ . Onder 30 nakomelingen waren 14 roode  $\delta\delta$ , 8 roode  $\varphi\varphi$  en 8 zwarte  $\varphi\varphi$ , terwijl de verwachting was 2 : 1 : 1. De paring van heterozygoot roode  $\delta\delta$  (Aa)  $\times$  zwarte  $\varphi\varphi$  (aa) gaf 207 jongen, waarvan 57 roode  $\delta\delta$ , 48 zwarte  $\delta\delta$ , 53 roode  $\varphi\varphi$  en 49 zwarte  $\varphi\varphi$  (Verwacht 51.75 : 51.75 . 51.75 : 51.75).

Zwarte  $\delta\delta \times$  roode  $\varphi\varphi$ , waarvan verwacht werd, dat slechts roode  $\delta\delta$  en zwarte  $\varphi\varphi$  zouden komen, gaven 65 roode  $\delta\delta$  en 64 zwarte  $\varphi\varphi$  (verwacht 64.5 : 64.5) en 1 twijfelachtige zwarte  $\delta$  en 1 twijfelachtige roode  $\varphi$ .

Mijn eigen resultaten zijn slechts een bevestiging van de uitkomsten van COLE en KELLEY.

Roode  $\delta\delta$ , welke heterozygoot voor A waren (Aa), gaven met roode  $\varphi\varphi$  (steeds Aa) 16 jongen, waarvan 7 roode  $\delta\delta$ , 5 roode  $\varphi\varphi$  en 4 zwarte  $\varphi\varphi$ . (Verwacht 8 : 4 : 4). Heterozygoot-roode  $\delta\delta$  (Aa) gēpaard met zwarte  $\varphi\varphi$  (aa) gaven 149 nakomelingen. Hiervan waren:

37 roode  $\delta\delta$ ; 39 zwarte  $\delta\delta$ ; 34 roode  $\varphi\varphi$  en 39 zwarte  $\varphi\varphi$ .  
Verwacht 37.25 „  $\delta\delta$ ; 37.25 „  $\delta\delta$ ; 37.25 „  $\varphi\varphi$  en 37.25 „  $\varphi\varphi$ .

Onder 71 jongen, voortgekomen uit roode  $\varphi\varphi$  en zwarte  $\delta\delta$ , waren 33 roode  $\delta\delta$  en 38 zwarte  $\varphi\varphi$  (Verwacht 35.5 : 35.5).

De verklaring, welke aan deze verschijnselen gegeven wordt, komt neer op 't volgende.

1. Men moet aannemen, dat het verschil tusschen het ♂ en ♀ geslacht slechts een factoriëel verschil is. Reeds MENDEL sprak het vermoeden uit, dat ♂♂ en ♀♀ individuen slechts door één factor zouden verschillen, en dat een van beiden steeds heterozygoot zou zijn. Daardoor kon dan tevens het optreden van ♂♂ en ♀♀ nakomelingen in ongeveer gelijk aantal verklaard worden.

2. In het geval van aan het geslacht gebonden erfelijkheid bij duiven zouden de ♂♂ homozygoot moeten zijn, de ♀♀ heterozygoot voor den geslacht-bepalenden factor; ♂♂ dus MM, ♀♀ FM.

3. Men moet aannemen, dat de factoren voor geslacht en bepaalde kleurfactoren gekoppeld zijn, b.v. (MI), (Fi). Een zeer duidelijke schema van deze sex-linked erfelijkheid gaf PUNNETT (1923) voor goud en zilver bij sebricht krielen. PUNNETT deelt mee, dat zilver domineert over goud, en dat hier de zilveren hen steeds heterozygoot is voor den kleurfactor.

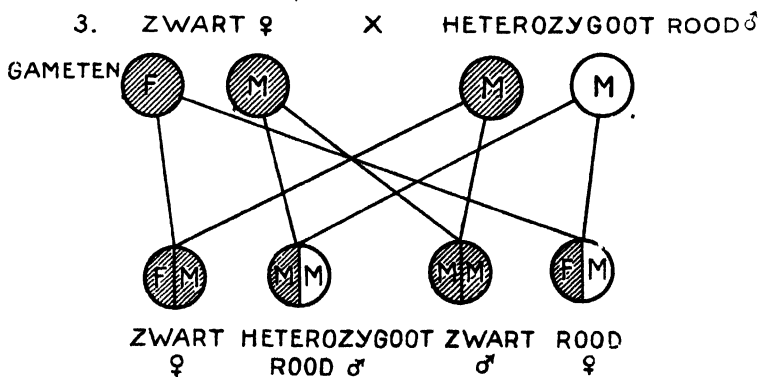
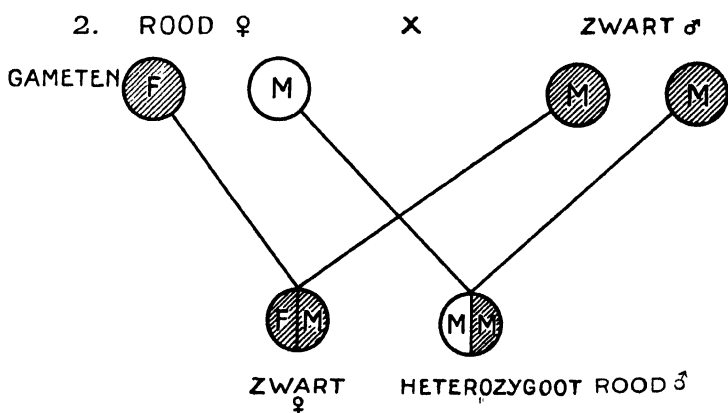
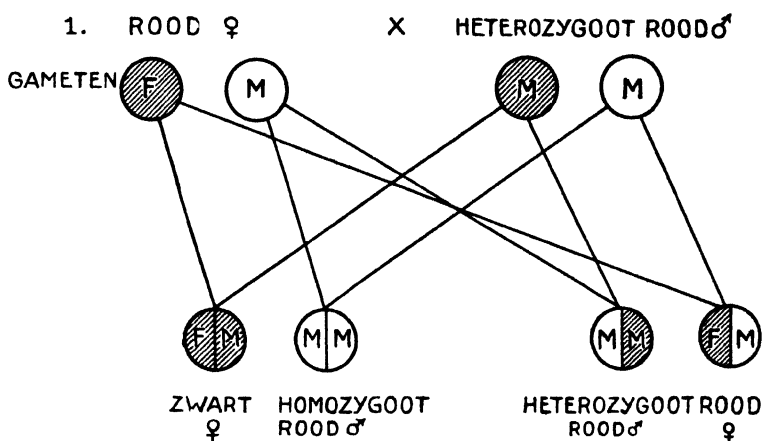
Wanneer we overeenkomstig deze verklaring de genotypische formules van rooden en zwarten samenstellen, dan vinden we, dat een roode ♀ altijd FMAa is, een zwarte ♀ FMaa, een roode ♂ MMAA of MMAa en een zwarte ♂ MMaa. (De factoren B en R zijn ter vereenvoudiging buiten beschouwing gelaten). Nu zal er altijd afstooting plaats vinden tusschen F en A; deze zullen dus niet in hetzelfde ei gaan. Een roode ♀ zal dus slechts de combinaties Fa en MA geven, een heterozygote roode ♂ MA en Ma. Van de paring van een roode Aa ♂ met een roode ♀ zal men dus slechts de volgende nakomelingen kunnen krijgen: 1 MAMA (homozygoot roode ♂), 1 MAMa (heterozygoot roode ♂), 1 FaMA (heterozygoot roode ♀) en 1 FaMa (zwarte ♀), dus in totaal 2 roode ♂♂, 1 roode ♀ en 1 zwarte ♀.

Een heterozygoot roode ♂ (MMAa), gepaard met een zwarte ♀ (FMaa), zal dan kunnen geven de combinaties van de gameten MA en Ma van de ♂, met de gameten Fa en Ma van het ♀. Hier zal dus kunnen verschijnen:

1 MAMa (heterozygoot roode ♂), 1 MaMa (zwarte ♂), 1 MAFa (heterozygoot roode ♀) en 1 MaFa (zwarte ♀)

Bij kruising van een roode ♀ (FMAa) met een zwarte ♂ (Mmaa), zal het ♀ de gameten Fa en MA, de ♂ de gameten Ma en Ma voortbrengen. We zullen dan dus slechts kunnen krijgen FaMa- en MaMA-combinaties, de FaMa zwarte ♀♀ en de MAMa heterozygoot roode ♂♂.

Schematisch wordt dit dan als volgt voorgesteld:



Schema der sex-linked erfelijkheid (vrij naar PUNNETT).

In verband met deze sex-linked erfelijkheid van den A-factor zien we dus, dat uit een roode ♀ nooit een zwarte ♂ is te verkrijgen en uit een zwarte ♂ nooit een roode ♀.

### *Résumé*

1. In dit hoofdstuk is behandeld de erfelijkheid van rood en zwart.
2. Rood bij postduiven is dominant over zwart; bij andere duivensoorten is ook een rood aangetoond, dat recessief is tegenover zwart.
3. De roode A-factor vertoont aan het geslacht gebonden erfelijkheid.

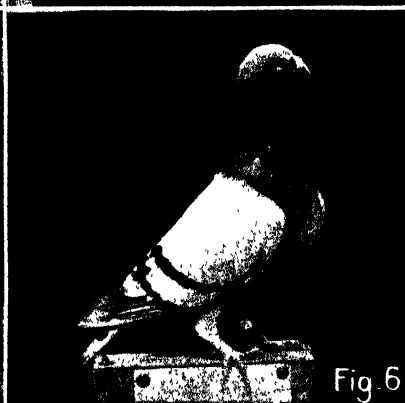
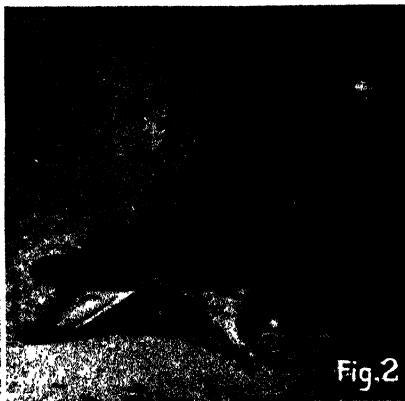


Fig. 1 6 De zwarte (B) reeks 1 Zwart ♂ (factor S). 2. Zwartkras ♀ (factor T). 3 Donkerblauwkras ♂ (factor Cd). 4 Lichtblauwkras ♂ (factor Cl)  
5 Blauwgehamerd ♂ (factor Gh) 6 Blauw ♂ (factor c)

## DERDE HOOFDSTUK

### DE KLEURPATRONEN

#### a. *De zwarte (B) reeks.*

Bij postduiven, welke hiertoe behooren, kunnen wat betreft de veerpatronen, de volgende typen worden onderscheiden:

1. Zwart.
2. Zwartkras.
3. Blauwkras.
4. Blauwgehamerd.
5. Blauw of blauwband
6. Blauw zonder banden.

1. *Zwart.* Zooals bij de bespreking in het vorige hoofdstuk reeds is meegedeeld, wordt zwart pigment veroorzaakt door één enkele factor, aan het recessieve rood toegevoegd. Deze factor (B) is dominant of, beter, epistatisch over dit rood (R). Alle dieren, welke dezen factor B voor zwart pigment bezitten, zijn echter niet uniform in voorkomen. Er komen duiven voor, welke geheel zwart van kleur zijn, zonder bijzondere afteekeningen of patronen. Bij deze zwarten is wel variatie in tint; de fokker verlangt echter een diepe koolzwarte kleur. COLE veronderstelt, dat deze verschillende tinten bij geheel zwarten veroorzaakt worden door bepaalde erfelijke factoren, waarover hij echter nog geen nadere onderzoekingen heeft verricht. In het jeugdkleed zijn de veeren aan de distale rand dikwijls onvolkomen zwart gepigmenteerd. Daardoor is de top lichter van kleur, bestaande in een lichter boordseel van grootere of kleinere uitgestrektheid, „buff” of roodachtig bruin van tint, soms donkerder dan het rood van roode vogels, volgens COLE, tengevolge van de aanwezigheid van zwart pigment. Deze vorm van rood, voorkomend in het gevederte van zwarte vogels,



## ZWARTE (B) REEKS STAART EN VLEUGELDEKVEEREN.



Fig 7. A Staartveer en vleugeldekveer van een zwarte (Factor S)  
 B " " " " " zwartkras ( " T)  
 C " " " " " donkerblauwkras ( " Cd)



Fig 8 D Staartveer en vleugeldekveer van een lichtblauwkras (Factor C1)  
 E. " " " " " blauwgehamerde ( " Gh)  
 F. " " " " " blauwe ( " c)

wordt door den fokker „rooddoorgeslagen” genoemd (Kitiness), hetgeen eveneens door STAPLES-BROWNE in 1908 bij zwarte duiven werd beschreven. Meestal verdwijnen deze roode toppen na den eersten rui, ofschoon ze soms het geheele leven aanwezig blijven. Bij vele fokkers bestaat de meening, dat de aanwezigheid van rooddoorgeslagen veeren crop zou wijzen, dat ze uit „rood” gefokt zijn. COLE merkt op, dat hun aanwezigheid niet afhangt van homozygotie voor den factor B, maar eerder van een factor of eenige factoren, die de sterkte van de pigmentatie bepalen. (Dit niet te verwarren met „intensity”, waarvoor door Cole den factor I werd aangenomen).

Zwarten bevatten geen blauw, behalve in de stuit en de buitenste staartveeren. SARAH VAN HOOSEN-JONES meent, dat noch rooddoorgeslagen, noch witte vlekken of veeren, noch blauwe stuit en blauw in de buitenste staartveeren, van invloed zijn voor de beoordeeling van zwart. Zoolang de duif niet een blauwe staart met zwarten band heeft, behoort zij tot de zwarten.

2. *Zwartkras*. (Black-bluetail van SARAH VAN HOOSEN-JONES en het reversionary blue van STAPLES-BROWNE).

De vleugeldekveeren zijn hier aan hun distale einde geheel zwart, de rest der veer is blauwachtig grijs. Doordat deze veeren elkaar dakpansgewijze bedekken, is het geheele vleugelschild zwart. De slagpennen zijn donker van kleur, de binnenste vlag is in het midden lichter. Het ondergedeelte van het lichaam en de rug zijn grijsblauw. De stuit kan wit, blauw of gekrast zijn. De staart is blauw met, aan het einde, de zwarte dwarsband.

Bij de beschrijving van de zwarten, waarmee hij werkte, deelt COLE nog mee, dat er zwarten voorkwamen, die een blauwe stuit hadden en bij welke tevens het onderste  $\frac{2}{3}$  deel van den staart gewoonlijk donkerblauw was, waardoor de donker gekleurde dwarsband van den staart weer te voorschijn kwam. Bovendien was bij deze dieren de onderzijde van het lichaam meer of minder blauw getint, terwijl ook de binnenste vlaggen van verschillende vleugelveeren blauwachtig van kleur waren. Niet onwaarschijnlijk wordt hier de zwartkras beschreven, welke door COLE met de zwarten in dezelfde klasse ingedeeld wordt.

3. *Blauwkras*. Dit kleurpatroon kenmerkt zich door de z.g. „krassen” op de vleugelschilden (Engelsch: check; Duitsch: gehämmert).

De blauwkrassen kunnen we weer onderverdeelen in:

a. donkerblauwkrassen.

*b. lichtblauwkrassen.*

Dit onderscheid werd eveneens door COLE (1914) voor de blauwkrassen gemaakt. Hij deelt mee, dat „kras” een regelmatige aftekening is, waarschijnlijk het beste en duidelijkste voorkomend bij de postduiven. In algemeen voorkomen bestaat het uit lichte driehoekige figuren op de vleugels, maar het kan in verschillenden graad voorkomen en is in geen geval een enkelvoudig kenmerk. Er komen twee principieele typen van kras voor, ofschoon ze zelfs onmerkbaar in elkaar kunnen overgaan. Het eerste type, door COLE genoemd „*central shaft*” type, ontstaat door een lichter gekleurde V-vormige figuur aan het distale eind van de veer. Het andere type noemt hij: „*inner vane*” type, daar hier een grooter of kleiner deel van de binnenvlag der veer lichter in kleur is dan de buitenvlag. Liggen de veeren gewoon, dan zijn slechts de buitenste vlag en een deel van de binnenvlag aan den top zichtbaar en dus zal het 2e type ongeveer hetzelfde voorkomen van kras hebben als het eerste. Dit lichter deel van de veer, is hier altijd blauw of blauwachtig. COLE meent, dat de factor of factoren, die „kras” vormen, slechts tot uitdrukking kan of kunnen komen als B in de genotypische formule van den vogel aanwezig is.

De blauwkrassen hebben evenals de zwartkrassen een blauwachtig onderlichaam, blauwe rug en staart, met den zwarten dwarsband. De stuit is wit of blauwachtig.

4. *Blauwgehamerd.* Hierbij is op verschillende dekveeren aan het eind een zwartgrijze vlek aanwezig. Deze vlek is zwart in het midden, bij de schacht, en verliest van hieruit naar den omtrek toe langzaam in kleurintensiteit, om geleidelijk zonder scherpe grens in het blauw over te gaan.

Het is niet zeker, of „sooty”, hetwelk SARAH VAN HOESSEN-JONES beschrijft, gelijk is aan blauwgehamerd. Zij geeft van een „sooty” de volgende definitie: „Die dieren, waarvan de vleugeldekveeren een enkele aanduiding van zwart hebben, wat den vogel een vuil voorkomen geeft. Zwart komt in de dekveeren in zoo geringe mate voor, dat het niet is aan te geven.” Deze beschrijving komt overeen met het bij de fokkers bekende „vet-blauw”, wat patroontekening aangaat behoorend tot de blauwen, met toevoeging van een factor V, (zie volgende hoofdstuk), welke dan het z.g. vuile voorkomen aan de blauwen geeft.

De kleur van onderlichaam, rug, stuit en staart is als bij de blauwkrassen en de zwartkrassen. Dit laatste geldt eveneens voor:

5. *Blauw* of *blauwband*, het kleurpatroon van de rotsduif (*Columba livia*). Deze hebben op het vleugelschild twee zwarte vleugelbanden, terwijl het vleugelschild zelf blauwachtig van tint is. Dit blauw is in werkelijkheid een neutrale grijze tint. Dit optisch effect ontstaat door een andere rangschikking van het pigment in de baarden van de veeren, dan bij de zwarten.

LLOYD-JONES (1915) heeft de veerpigmenten bij duiven microscopisch en chemisch onderzocht. Als materiaal had hij tuimelaars, waarbij hij 6 kleuren uitwerkte, nml rood en geel, zwart en leverkleurig, blauw en zilver. Bij zwarten vond hij dat het pigment bestaat uit goed bepaalde, gelijke bolvormige korrels, ongeveer  $0.5 \mu$  in doorsnee. Bij andere zwarten vond hij staafvormige pigmenten,  $0.8-1.5 \mu$  lang en  $0.2 \mu$  in doorsnee. Meestal komen beide soorten bij hetzelfde individu voor, waarbij dan of het bolvormige, of het staafjespigment kan overheerschen.

De hoeveelheid pigment is ongeveer over alle veeren gelijk verspreid, hoewel de baardjes van de veeren wel eenig verschil kunnen vertoonen.

LLOYD-JONES deelt mee, dat HAECKER, GADOW e.a. aantoonde, dat het blauw, zooals dat voorkomt in vogelveeren, een z.g. „structure color” is. Geen blauwe pigmentsubstantie werd ooit door hen gevonden in de huid van hogere vertebraten, ofschoon bij vogels deze kleur soms fraai kan voorkomen. Een afdoende verklaring van de juiste optische eigenschappen en verhoudingen van de veerstructuren, die blauwe kleur geven, is tot heden niet gevonden.

Wat betreft blauw bij duiven, vond LLOYD-JONES, dat het pigment hetzelfde is als bij zwart, dat er echter verschillen bestaan in verdeling en korrelvorm. In de baardjes is het pigment bepaald tot de top. De buitenste platen van de schors zijn, evenals de mergcellen, zonder pigment. In plaats dat het pigment, evenals bij zwart, vrijwel gelijkmatig door de cellen verspreid is, is het dicht opeengepakt in het midden van elke cel. Deze segmentale rangschikking van het pigment vormt groote zônes, welke het licht, slechts gewijzigd door de eigenschappen van de hoornstof en niet beïnvloed door de onderliggende pigment-substantie, terugkaatsen. Licht, door zulke deelen teruggekaatst, zal in hoofdzaak wit zijn; daar in deze deelen streken voorkomen die zwart zijn, zijn de condities voor de vorming van grijs goed aanwezig. Op de veer zijn de baardjes geplaatst als een serie gebogen plaatjes, meer of minder op de kant gezet. De pigment massa's bevinden zich in deze plaatjes zoo, dat dorsaal of ventraal van de veer bekeken, het

pigment gezien wordt door een laag van kleurlooze, halftransparante hoorn-substantie. Deze pigmentvrije hoorn vormt een stelsel van convexe oppervlakten, dat bijzondere optische mogelijkheden biedt voor reflectie en refractie van licht. Het is de combinatie van deze condities, welke de blauwe kleur aan de duivenveeren geeft.

6. *Blauw zonder banden*. Is als blauw, alleen ontbreken op het vleugelschild de *beide zwarte vleugelbanden*.

Verschillende onderzoekers hebben de erfelijkheid van verschillende dezer kleurpatronen onderzocht, meer in het bijzonder de verhouding van blauw, de kleur van *Col. livia*, ten opzichte van de blauwkrassen.

Reeds DARWIN (1868) verkreeg in zijn proeven, uit verschillende kruisingen van anders gekleurde duivenrassen, blauw-gekleurde nakomelingen. Op grond van verschillende waarnemingen en onderzoekingen neemt hij aan, dat alle tamme duivenrassen monophyletisch in origine zijn en afstammen van de rotsduif (*Columba livia*). Eén van zijn sterkste argumenten was de neiging, bij tamme duiven, om meer of minder duidelijk tot de blauwe kleur van de rotsduif terug te komen. Verschillende gevallen worden door hem vermeld, waar blauw te voorschijn komt in vleugels en staart. Een van zijn proeven, waarbij de overeenkomst in kleur der verkregen duiven met die van *Columba livia* het meest opvallend was, was de volgende: Een zwarte valkenet, gekruist met een roode kleursnip, gaf een  $F_1$ -dier, zwart of bruin, met enkele witte vlekken. Een  $F_1$ -jong, uit een zwarte valkenet gepaard met een witte pauwstaart, was zwart met enkele witte veeren. Deze 2  $F_1$ -jongen, gekruist, gaven een blauwe vogel, gekleurd als de rotsduif, afgezien van een roodachtigen tint aan het hoofd.

Deze proeven van DARWIN werden in 1908 herhaald door STAPLES-BROWNE. In plaats van de kleursnip nam hij een nonduif. Wanneer de  $F_1$  van nonduif  $\times$  zwarte valkenet, gepaard werd met de  $F_1$  van witte pauwstaart  $\times$  zwarte valkenet kwamen er geen terugslagvormen voor. Kruiste hij echter 2  $F_1$ -vogels uit valkenet  $\times$  pauwstaart, dan verkreeg hij wel vogels, die verschillende blauwe veeren hadden. De blauwe kleur werd dan gevonden in de staart, en steeds was de zwarte staartband dan duidelijk aanwezig. De vleugeldekveeren en de ruggen van deze typen waren gewoonlijk zwart van kleur. Onderlichaam was blauwachtig grijs. Deze beschrijving komt dus overeen met de „black-bluetail” van SARAH VAN HOOSSEN-JONES en met de zwartkras, welke ik beschreven heb. In verband met deze resultaten meende STAPLES-

BROWNE, dat de factor voor zijn „blauwen” kwam van de pauwstaart, omdat hij dit „reversionary blue” wel verkreeg uit 2  $F_1$ -dieren van zwarte valkenet  $\times$  witte pauwstaart, maar niet uit de kruising van een  $F_1$  van zwarte valkenet  $\times$  witte pauwstaart, met een  $F_1$  van zwarte valkenet  $\times$  nonduif. PUNNETT veronderstelt, dat blauw ligt onder het zwart van de valkenet; in verband met de dominantie van zwart over blauw, kan het niet te voorschijn komen, behalve in zygoten, die niet den factor voor zwart patroon bevatten, en dit kan alleen gebeuren in de 2e en volgende generaties.

Wat betreft de erfelijkheid van blauw t.o. van blauwkras, zijn de resultaten van de verschillende onderzoekers gelijkloidend, nl., dat de krassen over de blauwen domineeren en van hen verschillen in één factor.

Uit 57 paringen van blauwkras  $\times$  blauwkras, verkregen BONHOTE en SMALLEY in totaal 229 nakomelingen, allen gekrast. Uit 2 paringen van kras  $\times$  kras, waarvan beide ouders heterozygoot waren voor blauw, kwamen 17 jongen, waarvan 13 gekrast en 4 blauw (verwacht 12.75 : 4.25).

STAPLES-BROWNE verkreeg uit kras  $\times$  kras 10 gekraste, uit kras  $\times$  blauw 8 gekraste nakomelingen, hetgeen dominantie van kras over blauw aantoont. Bij de paring van 2 heterozygote blauwkrassen verkrijgt hij uit 3 paringen 33 jongen, waarvan 21 gekrast en 12 blauw. (Verwacht 24.75 : 8.25). Uit 2 paringen van heterozygote blauwkrassen ontstonden bij WHITMAN 23 gekraste en 5 blauwen (Verwacht 21 : 7). SARAH VAN HOOSSEN-JONES verkreeg uit 11 paringen van heterozygote blauwkrassen 59 krassen en 18 blauwen (Verwacht 57.75 : 19.25).

Wat mijn eigen resultaten aangaat, heb ik onderscheid gemaakt tusschen *blauwen* en *niet-blauwen*. Als niet-blauwen zijn dan genomen zwartkras, blauwkras en blauwgehamerd. Uit 31 paringen van blauw met niet-blauw, heterozygoot voor blauw, ontstonden 83 niet-blauwen en 29 blauwen (Verwacht 84 : 28).

De resultaten van al de onderzoekers te samenvoegend, vinden wij 199 niet-blauwen en 68 blauwen, terwijl de verwachting was 200.25 : 66.75 waarmee de uitkomsten dus goed overeenstemmen. Uit de paring van blauw met blauw, verkrijgen alle onderzoekers steeds uitsluitend blauwen, nl.:

BONHOTE en SMALLEY uit 12 paringen, 41 blauwen, STAPLES-

BROWNE 198, WHITMAN 16, SARAH VAN HOOSEN-JONES 49 en NUTTALL 32 blauwen, terwijl ik uit verscheidene paringen van blauw  $\times$  blauw 43 nakomelingen verkreeg, allen blauw. In totaal dus 379 blauwen, zonder één uitzondering.

Uit de paring van blauw en blauwkras, waarbij de zwartkrassen steeds heterozygoot waren, verkreeg WHITMAN 9 krassen en 10 blauwen, STAPLES-BROWNE 5 krassen en 18 blauwen, en SARAH VAN HOOSEN-JONES uit 21 paringen 87 krassen en 105 blauwen. Uit blauwen, gepaard met zwartkrassen, blauwkrassen en blauwgehamerden, heterozygoot voor blauw, (dus waarvan één der ouders blauw was) ontstonden 57 nakomelingen, waarvan 29 blauw en 28 niet-blauw waren. Alle uitkomsten, behalve die van STAPLES-BROWNE, komen vrijwel overeen met de 1 : 1 verhouding, welke verwacht werd. De verkregen getallen samennemend, vinden we 129 niet-blauwen en 162 blauwen (Verwacht 145.5 : 145.5).

SARAH VAN HOOSEN-JONES neemt voor zwart een factor S aan en voor kras een factor C. C is niet verbonden met S, maar kan alleen dan tot uiting komen, als S afwezig is, om dan de krasteekening te vormen. COLE nam bij geheel zwarten eveneens den factor S aan, en veronderstelde, dat de werking van S hierin bestaat, dat zij het zwarte pigment (B-factor) in de veeren gelijkmatig verspreidt. Indien dus S aanwezig is, zal steeds het kleurpatroon der veeren effen zwart zijn, onverschillig welke andere patroonfactoren nog aanwezig zijn.

De verschillende tinten, welke bij zwart voorkomen, zullen volgens COLE veroorzaakt worden door nog onbekende wijzigende factoren. S is dus epistatisch ten opzichte van C, den krassingsfactor. SARAH VAN HOOSEN-JONES meent dat kras en blauw slechts verschillen in den factor C. Blauw moet dan c zijn.

Op grond van bovenstaande aannamen is blauw dus dubbel recessief (sscc). Effen zwarten moeten S in hun genotypische formule voeren, terwijl de al of niet aanwezigheid van den krassingsfactor C geen invloed heeft. Zij kunnen dus zijn: SSCC, SSCc, SScc, SsCC, SsCc of Sscc. Krassen daarentegen kunnen genotypisch slechts ssCC en ssCc zijn.

Uit onderlinge paring van zwarten, welke heterozygoot voor S en C zijn, (dus SsCc) kwamen in de proeven van SARAH VAN HOOSEN-JONES 25 zwarten, 6 krassen en 4 blauwen (Verwacht 12 : 3 : 1). Zij verkreeg uit zwarten, heterozygoot voor S en C, gekruist met blauwen (sscc), 34

zwarten, 15 krassen en 26 blauwen (Verwacht 2 : 1 : 1). Het aantal krassen is hier dus te klein, het aantal blauwen te hoog.

De beschrijving van de erfelijkheid komt dus overeen met die van COLE, en voor het optreden van de „reversionary blues” met die van STAPLES-BROWNE. COLE neemt, ter verklaring van STAPLES-BROWNE'S resultaten, voor zwartkras (reversionary-blue) een factor T aan, die evenals de C-factor alleen tot uiting kan komen, als S afwezig is. Hij deelt dan alle zwarten, zwartkrassen en blauwkrassen in één klasse in, en de typische blauwen in de andere klasse. Op grond van haar proeven meende SARAH VAN HOOSEN-JONES te kunnen aantoonen, dat zwarten en blauwkrassen o.a. verschillen door den S-factor, en later bewees zij, dat ook zwartkrassen geen S bevatten.

Haar S-factor verschilt dus van dien, welken COLE aannam om zijn eigen proeven te verklaren, maar is identiek met den S-factor, welken COLE ter verklaring der resultaten van STAPLES-BROWNE aannam.

Overeenkomstig de verklaring van SARAH VAN HOOSEN-JONES zijn alle S-dieren geheel zwart, terwijl alle zwartkrassen en blauwkrassen het resultaat zijn van het allelomorph  $s + 2$  andere factoren, T en C. Op grond dezer veronderstelling zou in COLE'S proeven, volgens SARAH VAN HOOSEN-JONES, een splitsing in 15 niet-blauw : 1 blauw te verwachten zijn. Zijn getallen (19 : 3) zijn echter te klein om tusschen de theoretische splitsingen 15 : 1 en 3 : 1 te kunnen kiezen.

SARAH VAN HOOSEN-JONES onderzocht verder de resultaten van de paringen der verschillende veerpatronen onderling.

Uit zwart, gepaard met zwart, verkrijgt zij, uit 7 paringen 21 zwarten en 9 zwartkrassen (black-blutail). Deze zwarten zijn dus, meent zij, heterozygoot voor S en homozygoot voor T (de factor die zwart-blauwstaart bepaalt), omdat ze geen nakomelingen geven, welke lager in de serie liggen, hetgeen wijst op een verschil in slechts één factor.

Ook t.o.v. de overige kleurpatronen nam zij dergelijke proeven, steeds dieren van gelijk patroon met elkander parend, en steeds, met één enkele uitzondering, bestond de nakomelingschap uitsluitend uit typen, welke lager in de reeks der kleurpatronen worden geacht. De aantallen zijn echter te klein om beteekenis te hechten aan de verhoudingen.

Uit zwart met zwartkras ontstonden, uit 2 paringen, respectievelijk 3 zwart, 1 zwartkras en 6 blauwkrassen, en 1 zwart en 1 zwartkras.



Uit één paring van zwartkras  $\times$  zwartkras kwamen 3 zwarten, 2 zwartkrassen en 2 blauwkrassen.

Het optreden van deze 3 zwarten tracht SARAH VAN HOOSEN-JONES te verklaren uit de omstandigheid, dat deze proef genomen was met een paar pauwstaarten, de anderen met postduiven en tuimelaars. Bij pauwstaarten zouden dan een paar factoren aanwezig zijn, die de gewone verhoudingen verstoren.

Drie paringen van zwartkras met blauwkras gaven: de 1e: 4 blauwkrassen, de 2e: 2 blauwkrassen, de 3e: 3 blauwkrassen en een blauwe.

Twee paringen van zwartkras met blauw, gaven respectievelijk 6 en 12 blauwkrassen, twee andere respectievelijk 2 zwartkrassen en 12 blauwkrassen, en 1 zwartkras en 3 blauwkrassen.

Uit één paring van zwart met „sooty” verkreeg zij: 5 zwarten, 1 blauwkras, 3 sooty's en 2 blauwen.

Vier kruisingen van blauwkrassen en sooty's gaven in totaal 13 blauwkrassen, 5 sooty's en 13 blauwen. Ze verwachtte hier een 2 : 1 : 1 verhouding.

Uit vier andere paringen van blauwkrassen en sooty's kwamen 8 blauwkrassen, 6 sooty's en 1 blauwe.

Paring van sooty's onderling gaf 2 sooty's en 2 blauwen, en ten slotte sooty  $\times$  blauw: 5 sooty's en 10 blauwen.

Aan het eind komt zij tot de conclusie, dat de factoren S (zwart), T (zwartkras), C (blauwkras), So (Sooty) en c (blauw) te beschouwen zijn als een epistatische serie, en dat het dus mogelijk moet zijn, door één enkele kruising 6 typen te verkrijgen. Uit zwart  $\times$  sooty ontstonden 4 typen, nml. zwart, blauwkras, sooty en blauw. Ze neemt verder aan, dat de verschillende factoren niet gekoppeld zijn, maar dat ieder wordt gedragen door een afzonderlijk paar chromosomen. Ieder van deze factoren is in staat zijn eigen effect te produceeren, bij afwezigheid van alle hooger in de serie gelegen factoren. Een dier met kleurpatroon, dat tot de serie zwart, zwartkras, blauwkras, sooty, blauw en blauw zonder-banden behoort, kan, met een dier van gelijk kleurpatroon gepaard, geen type vormen, dat hooger in de serie ligt. De mededeeling van SARAH VAN HOOSEN-JONES, dat elk der factoren gedragen wordt door een afzonderlijk paar chromosomen, is een veronderstelling, waarvoor geen enkel bewijs wordt aangevoerd, en m. i. ook wel niet gemakkelijk zal kunnen gegeven worden. Van belang is deze serie, volgens SARAH VAN HOOSEN-JONES, in verband met

WHITMAN's selectie-proeven. WHITMAN kon, uitgaande van blauwkrassen, door steeds de lichtst gekraste te nemen, ten slotte komen tot blauwen van het type der *Columba livia*. Indien deze laatste de stamvader van de tamme duivenrassen zou zijn, dan zouden dus zwart, zwartkras en blauwkras ontstaan zijn door progressieve mutaties. Bij WHITMAN's proeven zullen waarschijnlijk wel enkele duiven geweest zijn, die heterozygoot waren voor C, daar anders voor het optreden van blauwen geen verklaring mogelijk is. Dat deze factor zeer lang cryptomeer kan zijn, alvorens zich door toevallige combinatie te manifesteren, toont een geval, dat ik bij de bespreking van de kleurpatronen van domineerend rood heb ingelascht, wel zeer duidelijk aan.

Ten slotte kruiste SARAH VAN HOOSSEN-JONES een blauwe postduif met een blauwe zonder banden en verkreeg hieruit 4 nakomelingen, allen blauw met banden, waarmee dus aangetoond is, dat het blauw zonder banden recessief is t.o.v. blauw. Een andere paring van zwart, heterozygoot voor S en voor c (blauw), met een zwaluwduif, blauw zonder banden, gaf 1 zwarte met zwarte banden en 2 blauwen met banden.

### *Eigen resultaten*

In de eerste plaats moet worden opgemerkt, dat het verschil tussen de zwartkras en de donkerblauwkras (het „Central shaft-type” van COLE) soms zeer gering is, zoodat deze dikwijls lastig te onderscheiden zijn. Niet altijd kan ik uit mijn aantekeningen opmaken, of we bij de blauwkrassen te doen hebben met een donkerblauwkras of een lichtblauwkras.

Proef 1. zwart gepaard met zwartkras gaf 2 jongen, één zwartkras en één blauwkras

.. 2 zwart gekruist met blauw gaf één zwarte, één blauwkras en één blauwe

### *Zwartkras × zwartkras*

Proef 3 Zwartkras × zwartkras geeft 4 zwartkrassen

„ 4	id	×	id.	„ 5	zwartkrassen	2 blauwen
„ 5	id.	×	id.	„ 1	zwartkras	1 blauwkras
„ 6	id.	×	id.	„ 2	zwartkras	
„ 7.	id.	×	id.	„ 2	zwartkras	
„ 8.	id	×	id.	„ 1	zwartkras	1 blauwkras

We zien hier dus uit de paring van zwartkras met zwartkras optreden: of alleen zwartkrassen, of zwartkras en blauwkras, of zwart-

kras en blauw, dus niet meer dan 2 soorten nakomelingen uit één paring.

*Zwartkras × blauwkras*

In totaal zijn hier opgegeven 12 paringen van deze combinatie. Waar met zekerheid bekend is heb ik aangegeven, of we te doen hadden met een donkerblauwkras of een lichtblauwkras, anders is aangegeven blauwkras. In deze groep werden nooit meer dan 3 typen van kleurpatronen uit één paring verkregen.

Proef 9 Zwartkras × donkerblauwkras geeft 1 zwartkras, 1 donkerblauwkras en 1 blauw.

„ 10	id	×	lichtblauwkras	„ 2 zwartkras.
„ 11	id	×	id	„ 2 zwartkras, 1 lichtblauwkras, 1 blauw
„ 12.	id	×	blauwkras	„ 1 blauwkras
„ 13	id.	×	id	„ 3 zwartkras, 1 blauwkras
„ 14	id	×	id	„ 1 zwartkras, 1 blauwkras
„ 15	id.	×	id	„ 1 blauwkras, 3 blauw
„ 16	id	×	id	„ 1 zwartkras.
„ 17.	id	×	id	„ 1 zwartkras, 1 blauwkras.
„ 18	id.	×	id	„ 2 zwartkras, 1 blauwkras
„ 19.	id.	×	donkerblauwkras	„ 3 zwartkras, 1 donkerblauwkras en 1 blauwgehamerd
„ 20.	id.	×	lichtblauwkras	„ 2 zwartkras, 1 donkerblauwkras

*Zwartkras × blauwgehamerd*

In het geheel zijn hiervan 2 paringen gemaakt en wel:

Proef 21. Zwartkras × blauwgehamerd geeft 5 zwartkras, 3 donkerblauwkras

„ 22.	id.	×	id.	„ 4 zwartkras, 2 lichtblauwkras.
-------	-----	---	-----	----------------------------------

In proef 21 was de zwartkras ♂ afkomstig uit proef 19, dus uit een zwartkras en een donkerblauwkras. Zijn nakomelingen behoorden slechts tot deze 2 typen.

In proef 22 is dezelfde ♀ gebruikt als in proef 21. De ♂ was een nakomeling van proef 10, dus uit zwartkras × lichtblauwkras.

*Zwartkras × blauw*

Hier werden uit één paring niet meer dan 2 typen van kleurpatronen verkregen.

Proef 23. Zwartkras  $\times$  blauw geeft 3 zwartkras, 1 blauwkras.

„ 24. id.  $\times$  id. „ 1 zwartkras, 2 blauw.

„ 25. id.  $\times$  id. „ 4 zwartkras, 2 donkerblauwkras.

„ 26. id.  $\times$  id. „ 4 zwartkras, 4 blauwkras.

*Donkerblauwkras  $\times$  lichtblauwkras*

Uit één paring verkrijgen we hier nooit meer dan 3 typen, allen gelijk of lager in de reeks dan de ouders.

Proef 27. donkerblauwkras  $\times$  lichtblauwkras geeft 1 donkerblauwkras, 1 lichtblauwkras.

„ 28. id.  $\times$  id. „ 4 donkerblauwkras, 4 lichtblauwkras.

„ 29. id.  $\times$  id. „ 1 blauw.

„ 30. id.  $\times$  id. „ 1 donkerblauwkras, 1 lichtblauwkras.

„ 31. id.  $\times$  id. „ 4 donkerblauwkras, 2 lichtblauwkras en 1 blauw.

„ 32. id.  $\times$  id. „ 1 donkerblauwkras, 1 lichtblauwkras.

„ 33. id.  $\times$  id. „ 2 donkerblauwkras, 1 lichtblauwkras.

„ 34. id.  $\times$  id. „ 3 donkerblauwkras, 1 blauw.

„ 35. id.  $\times$  id. „ 2 lichtblauwkras.

„ 36. id.  $\times$  id. „ 2 lichtblauwkras.

„ 37. id.  $\times$  id. „ 2 lichtblauwkras.

*Donkerblauwkras  $\times$  donkerblauwkras*

In het geheel 3 paringen, waarbij niet meer dan 2 typen van kleurpatronen uit elk paar ouders werden verkregen.

Proef 38. donkerblauwkras  $\times$  donkerblauwkras geeft 2 donkerblauwkras, 1 lichtblauwkras.

„ 39. id.  $\times$  id. „ 1 donkerblauwkras, 1 lichtblauwkras.

„ 40. id.  $\times$  id. „ 1 donkerblauwkras, 3 blauw.

*Donkerblauwkras  $\times$  blauw*

Hier verschijnen niet meer dan 2 typen van kleurpatronen uit één paring.

Proef 41. donkerblauwkras  $\times$  blauw geeft 2 donkerblauwkras, 1 blauw.  
 „ 42. id  $\times$  id. „ 3 donkerblauwkras.  
 „ 43. id  $\times$  id. „ 2 lichtblauwkras.

*Lichtblauwkras  $\times$  blauwgehamerd*

Proef 44. lichtblauwkras  $\times$  blauwgehamerd geeft 1 lichtblauwkras, 1 blauwgehamerd, 1 blauw.  
 „ 45. id.  $\times$  id. „ 1 blauwgehamerd, 1 blauw.

Hier zien we hoogstens 3 typen van kleurpatronen in één proef voorkomen.

*Lichtblauwkras  $\times$  blauw*

Proef 46. lichtblauwkras  $\times$  blauw geeft 4 lichtblauwkras, 6 blauw.  
 „ 47 id.  $\times$  id. „ 5 lichtblauwkras, 6 blauw.

Beide lichtblauwkrassen waren voortgekomen uit blauwkras gepaard met blauw, en waren dus heterozygoot voor blauw.

*Blauwgehamerd  $\times$  blauw*

Proef 48. blauwgehamerd  $\times$  blauw geeft 1 blauwgehamerd.  
 „ 49. id.  $\times$  id. „ 1 blauwgehamerd, 1 blauw.  
 „ 50. id.  $\times$  id. „ 1 blauwgehamerd, 2 blauw.  
 „ 51. id.  $\times$  id. „ 2 blauw.

*Blauw  $\times$  blauw*

In het geheel werden uit verschillende paringen 44 blauwen verkregen.

Blauw zonder banden heb ik hier bij geen enkele postduif ooit waargenomen.

Vergelijking met de onderzoekingen van  
 SARAH VAN HOOSSEN-JONES

SARAH VAN HOOSSEN-JONES onderscheidt in deze reeks: zwart, zwart blauwstaart, blauwkras, „sooty” en blauw, terwijl ik zelf onderscheid maakte tusschen zwart, zwartkras, donkerblauwkras, lichtblauwkras, blauwgehamerd en blauw. Hiervan zijn gelijk zwart en

zwart, zwartblauwstaart en zwartkras, blauwkras en donkerblauwkras, blauw en blauw.

Bij de beschrijving van de kleurpatronen aan het begin van dit hoofdstuk deelde ik reeds mee, dat uit de beschrijving en de afbeelding van de „sooty” niet was op te maken of dit type gelijk was aan mijn blauwgehamerden dan wel aan de vetblauwen. De factor V, welke het z.g. vuile voorkomen aan de blauwen geeft, is, indien aanwezig, eveneens waar te nemen bij lichtblauwkrassen; bij donkerblauwkrassen en zwarten echter zeer moeilijk. Is de veronderstelling juist, dat sooty = vetblauw, dus wat patroonteekening aangaat gelijk aan blauw, dan worden haar uitkomsten, waar „sooty” is gebruikt:

Zwart  $\times$  sooty geeft 5 zwart, 1 kras, 5 blauw.

Blauwkras  $\times$  „ „ 13 blauwkras, 18 blauw (op grond mijner veronderstelling verwacht  $15\frac{1}{2} : 15\frac{1}{2}$ ).

Zc verkreeg 13 kras, 5 sooty, 13 blauw, en verwachtte  $15.5 : 7.75 : 7.75$ . Het eerste veronderstelde komt dus meer met de verwachting overeen.

De nakomelingschap van haar andere kruising van blauwkras met sooty wordt dan 8 blauwkras en 8 blauw (verwacht  $8 : 8$ ), terwijl ze verkreeg 8 blauwkras, 7 sooty, 1 blauw en verwachtte  $8 : 4 : 4$ .

Wat de resultaten van de kruisingen betreft, kom ik dan tot de volgende interpretatie:

Bij het onderzoek van blauw  $\times$  niet-blauw, heb ik, evenals COLE, blauwgehamerd, blauwkras en zwartkras als niet-blauw beschouwd. Waar de zwartkrassen, blauwkrassen en blauwgehamerden steeds te voren onderling gepaard waren, zouden mijn uitkomsten, indien we met een epistatische reeks te doen hadden, zeer zeker een overmaat niet-blauwen moeten aanwijzen. In mijn 31 kruisingen van niet-blauwen  $\times$  niet-blauwen, heterozygoot voor blauw, heb ik steeds dieren genomen, waarvan één der ouders blauw was, en waarbij dus vergissing hieromtrent uitgesloten was. Mijn uitkomsten 83 niet-blauw en 29 blauw (verwacht  $84 : 28$ ) zijn zeer dicht bij de verwachting en geven in geen geval een overwicht van niet-blauwen. Mijn uitkomsten van blauwen, gepaard met niet-blauwen, heterozygoot voor blauw, gaven als uitkomst 29 blauw en 28 niet-blauw (verwachting  $1 : 1$ ), hetwelk eveneens mijn meening bevestigt, dat we niet met een epistatische maar met een allelomorphe reeks te doen hebben.

Zoowel de proeven van SARAH VAN HOOSSEN-JONES, als die van mij,

komen hierin overeen, dat bij de paring van individuen, behorende in een lager gelegen deel van de serie, geen nakomelingen verschijnen, welke tot een kleurpatroon behooren, dat hooger in de serie ligt.

Vergelijken we de verschillende paringen van kleurpatronen van SARAH VAN HOOSEN-JONES met die van mij, dan blijken ze in geen enkel opzicht wat betreft de uitkomsten te verschillen, ook al nemen we aan, dat wat zij met „sooty” aanduidt, door mij als blauwgehamerd is beschreven. Mijn paringen met zwarten zijn, hoewel weinig talrijk, toch in zooverre van beteekenis, dat uit een paring van zwart  $\times$  blauw, 3 soorten van kleurpatronen verschenen, nl. zwart, blauwkras en blauw.

Uit geen enkele andere paring van een ander kleurpatroon met blauw, verschenen meer dan 2 soorten, noch uit zwartkras  $\times$  blauw; noch uit zwartkras en blauwkras; noch ook uit zwartkras en blauw. Ditzelfde geldt voor de proeven van SARAH VAN HOOSEN-JONES; ook zij verkrijgt slechts of zwartkras of zwartkras en blauwkras, uit een paring van zwartkras  $\times$  blauw. Hier verschenen dus geen blauwen; van belang is echter, dat er slechts 2 soorten kleurpatronen uit één dergelijke paring komen.

Uit de verschillende andere paringen verkreeg zij nooit meer dan drie verschillende kleurpatronen onder de nakomelingen. Zoo verkreeg zij uit zwart-blauwstaart  $\times$  zwart-blauwstaart (beide dus zwartkras) slechts zwartkrassen en blauwkrassen en buitendien ook 3 zwarten. Het optreden van dit laatste type schrijft zij toe aan het inbrengen van een ander duivenras, dan waarmede de overige experimenten uitgevoerd werden.

Overigens zijn haar resultaten samengevat:

uit zwartkras $\times$ blauwkras,	blauwkrassen en een blauwe,
uit blauwkras $\times$ sooty,	blauwkras, sooty en blauw,
uit sooty $\times$ sooty,	sooty en blauw en
uit sooty $\times$ blauw,	sooty en blauw.

Dit is volkomen in overeenstemming met mijn conclusies:

1. Kruising van 2 gelijke kleurpatronen geeft onder de nakomelingen van één paring nooit meer dan één ander kleurpatroon en het kleurpatroon der ouders.

2. Kruising van blauw met een ander kleurpatroon geeft nooit meer dan 2 kleurpatronen uit één paring.

3. Kruising van andere kleurpatronen onderling geven nooit meer

dan drie verschillend geteekende typen van nakomelingen uit één paring.

Deze 3 punten gelden zoowel voor de proeven van SARAH VAN HOOSEN-JONES als voor die van mij, wat betreft: zwartkras, donkerblauwkras, lichtblauwkras, blauwgehamerd (VAN HOOSEN-JONES = sooty) en blauw. In den aanvang van haar artikel beschreef zij de blauwkrassen als overeenkomend met de donkerblauwkrassen. Waar zij verder hierover niets meedeelt, mag aangenomen worden, dat dit het eenige type van blauwkras was, dat door haar in haar proeven werd ingebracht en dat er ook in de verdere kruisingen geen andere typen van blauwkras optraden.

In verband met het besprokene, meen ik, voor zwartkras, donkerblauwkras, lichtblauwkras, blauwgehamerd en blauw (misschien, en zeer waarschijnlijk ook wel blauw zonder banden) een aantal factoren te mogen aannemen, welke een allelomorphe reeks en geen epistatische reeks vormen.

SARAH VAN HOOSEN-JONES zegt zelf: „Indien deze factoren een multiële allelomorphe serie vormen, kunnen nooit meer dan drie typen verkregen worden uit één paring.

Indien men deze factoren daarentegen als epistatische serie zou beschouwen, zou het ongetwijfeld mogelijk moeten zijn de zes typen der beschreven kleurpatronen-reeks uit één enkele kruising te verkrijgen.”

Uit één paring verkreeg SARAH VAN HOOSEN-JONES 4 soorten van kleurpatroon, nl. uit zwart  $\times$  sooty, waar zwarten, krassen, sooty's en blauwen verschenen.

Verder zegt SARAH VAN HOOSEN-JONES: „Zoover als de bewijzen gaan, zijn de verschillende factoren niet gekoppeld, maar elk wordt gedragen door een afzonderlijk paar chromosomen. Deze verschillende factoren hebben geen cumulatieve werking, zooals bij quantitative vererving, maar ieder is in staat zijn eigen effect te produceeren, bij afwezigheid van de genen hooger uit de serie.”

Alvorens zwart te bespreken, kunnen we dus, aannemend voor zwartkras den factor T, voor donkerblauwkras Cd, voor lichtblauwkras Cl, voor blauwgehamerd Gh, en voor blauw c, een zwartkras, wat betreft de patroontekening voorstellen door: TT, TCd, TCl, TGh of Tc; een donkerblauwkras door CdCd, CdCl, CdGh of Cdc; een lichtblauwkras door ClCl, ClGh of Clc; een blauwgehamerde door GhGh of Ghc en een blauwe door cc. Nooit zal dus een zwartkras de formule



TtCCGhGhcc kunnen hebben, zooals SARAH VAN HOOSEN-JONES dit aangeeft.

Reeds heb ik opgemerkt, dat behalve een lichtere of donkerder blauwe tint van de blauwe gedeelten, de hier genoemde zwartkrassen, blauwkrassen, blauwgehamerden en blauwen, overeenkomen in lichaams-, stuit- en staartteekening (de laatste met de karakteristieke zwarte dwarsband) en slechts verschillen in patroonteekening van den dekvleugel.

De zwarten vertoonen met de andere leden der reeks een grooter verschil. Behalve de teekening van den vleugel, is ook de staart, stuit en lichaamskleur afwijkend. Daardoor, en door de uitkomsten der proeven, meen ik, dat zwart buiten deze reeks staat en epistatisch is t.o. van de andere leden der reeks, d.w.z. zwart kan zijn SS of Ss, met de andere combinaties als is aangegeven. We hebben dus onderscheid tusschen zwart en niet-zwart. De zwarte, welke in proef 2, gepaard met blauw, gaf: zwart, blauwkras en blauw, zal dus van desamenstelling SsCc geweest zijn, en de blauwe sscC. Theoretisch zijn hieruit te verwachten: SsCc (zwart), Sscc (zwart), ssCc (blauwkras) en sscC (blauw). De proef van zwart  $\times$  sooty van SARAH VAN HOOSEN-JONES (aannemend, dat sooty = blauwgehamerd), kan dan worden voorgesteld door zwart (SsCc)  $\times$  sooty (ssGhc) en zal theoretisch kunnen geven: SsCCGh, SsCc, SsGhc en Sscc, welke allen zwart zullen zijn; ssCCGh en ssCc, welke alle blauwkras zijn, ssGhc, blauwgehamerd, en sscC, blauw. In totaal dus 4 zwart, 2 blauwkras, één blauwgehamerd en één blauw. Zij verkreeg 5 zwart, 1 blauwkras, 3 sooty en 2 blauwen.

We nemen dus aan voor zwart S, voor' niet-zwart s (onder niet-zwart samengevat de andere typen van de besproken serie). Zwart domineert over niet-zwart, of, beter, is epistatisch t.o. van niet-zwart.

Zwartkras (T) domineert over de andere typen van de serie. Donkerblauwkras (Cd) domineert over lichtblauwkras (Cl), blauwgehamerd (Gh) en blauw (c). Lichtblauwkras over Gh en c, blauwgehamerd over blauw. Blauw is recessief t.o. van al de andere kleurpatronen.

SARAH VAN HOOSEN-JONES verkreeg uit zwart  $\times$  zwart (heterozygoot voor S en C) 25 zwarten, 6 blauwkras en 4 blauw. Deze kruising kan door SsCc  $\times$  SsCc voorgesteld worden, dezelfde formules welke ook zij hiervoor gebruikt.

Als we DARWIN's proef (zie pg. 78) in verband met deze opvatting

beschouwen, kunnen we aannemen, dat de formule van de zwarten, waarvan hij uitging, was  $SSXc$  en  $SSXc$  ( $X$  hier voorstellend  $T$ ,  $C$ ,  $Gh$  of  $c$ ). Door de  $F_1$  van de zwarten  $\times$  kleursnip te paren met de  $F_1$  van de zwarte  $\times$  pauwstaart, zal hij dus een kruising van het type  $SsXc \times SsXc$  hebben kunnen bewerkstelligen, en hieruit is de afsplitsing van  $sscc$ -dieren, welke blauw zijn, mogelijk.

Zooals reeds meegedeeld verkreeg STAPLES-BROWNE, toen hij DARWIN's proeven herhaalde, uit 2  $F_1$ -dieren van zwarte valkenet  $\times$  witte pauwstaart, de hierbeschreven zwartkrassen. COLE nam hier de factor  $T$  aan, welke ook door SARAH VAN HOOSEN-JONES en mij werd aangenomen, voor de vorming van de zwartkrassen. Indien we aannemen, dat de zwarte valkenetten van STAPLES-BROWNE genotypisch  $SSTT$  waren, dan is het optreden van zwartkras ( $ssTT$ ) in  $F_2$  volkomen verklaard. Zooals COLE meedeelt, werd door PUNNETT verondersteld, dat alle zwarten den factor voor blauw bevatten, en inderdaad zijn er vele feiten, die hiervoor spreken. In de eerste plaats komen er zwarten voor, bij welke de tint der vleugeldekveeren minder diepzwart is, maar waar dan duidelijk de zwarte dwarsbanden voorkomen. Verder wijzen ook de gegevens van DARWIN in deze richting. COLE bestrijdt deze meening van PUNNETT, in verband met het optreden van rooden, en van vogels met veel en weinig wit, welke in de  $F_2$  van STAPLES-BROWNE voor komen. Een uitgebreider onderzoek met dieren van goed bekende afstamming, zou hier meer licht kunnen verspreiden, aangezien zeer vele factoren, ten deele nog onbekende, in het spel schijnen te zijn.

Mijn proeven komen dus met die van SARAH VAN HOOSEN-JONES in zoover overeen, dat paringen van individuen, behoorende in een lager gelegen deel van de serie, geen nakomelingen kunnen geven van een hoger type.

In verband met mijn resultaten, kom ik tot de volgende conclusies:

1°. In de besproken serie verschilt zwart, van de andere niet-zwarten door één enkele factor  $S$ , welke domineert of epistatisch is t.o. van de andere kleurpatronen. Bij aanwezigheid van  $S$ , wordt dus een uniform zwart veerenkleed gevormd.

2°. De andere leden der serie; zwartkras ( $T$ ), donkerblauwkras ( $Cd$ ), lichtblauwkras ( $Cl$ ), blauwgehamerd ( $Gh$ ) en blauw ( $c$ ), verschillen allen in teekening van het vleugelschild, doch hebben den blauwen staart met zwarten eindband gemeen.

Ze vormen een multiple allelomorphe serie, en geen epistatische. Er is dominantie van T over Cd, Cl, Gh en c; van Cd over Cl, Gh en c; van Cl over Gh en c, en van Gh over c.

Blauw is dus recessief t.o. van al de andere kleurpatronen, en verschilt hiervan slechts in één factor. Bewijs hiervoor leveren de paringen van niet-blauwen onderling en van niet-blauwen met blauwen. In de eerste proeven werd een verhouding verkregen van 83 : 29, in de 2e serie proeven van 29 : 28.

Een zwartkras zal dus de genotypische formules ssTT, ssTCd, ssTCl, ssTGh of ssTc kunnen hebben.

Uit een paring van 2 gelijkgeteekende typen zullen nooit meer dan 2 soorten van kleurpatronen verkregen kunnen worden.

Uit een paring van 2 verschillend geteekende typen zullen ten hoogste 3 soorten van kleurpatronen verkregen kunnen worden, behalve uit een kruising van blauwe met één der overige typen, waaruit niet meer dan 2 soorten zullen kunnen verschijnen.

Zwart neemt echter een uitzonderingspositie in. Een kruising van 2 zwarten zal hoogstens drie soorten van kleurpatronen kunnen leveren; van zwart met een ander type der serie hoogstens 4; en van zwart met blauw ten hoogste 3 verschillende kleurpatronen.

Noch in de proeven van SARAH VAN HOOSEN-JONES, noch in mijn eigen resultaten, blijken afwijkingen voor te komen, die strijden met deze theorie.

#### b. *De roode (A) reeks*

De werking van de factoren S, T, Cd, Cl, Gh en c op het domineerende rood (A-factor).

In overeenstemming met de vorige reeks kunnen we plaatsen naast:

1. zwart : egaal rood.
2. zwartkras : steenrood of rood.
3. donkerblauwkras : donkerroodkras.
4. lichtblauwkras : lichtroodkras.
5. blauwgehamerd : vaalgehamerd of roodvaal.
6. blauw : vaal of roodband.

1. *Egaal rood*. Deze soort van rooden is nooit in mijn bezit geweest.

## ROODE (A) REEKS

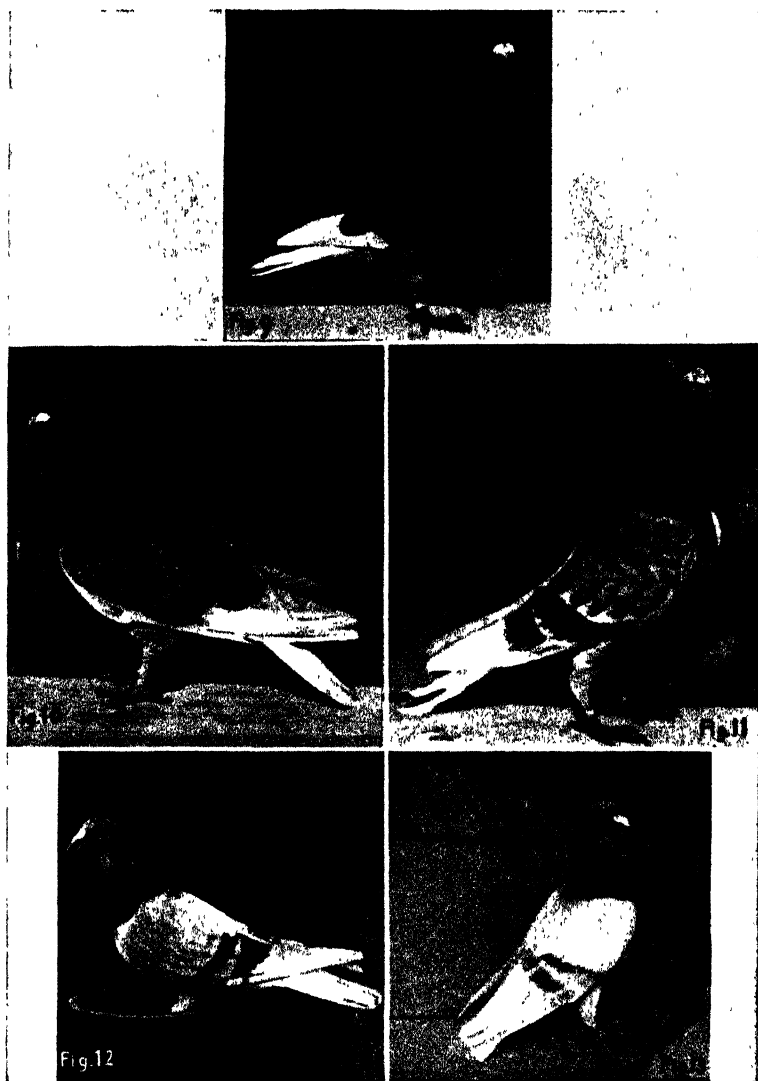


Fig. 9—13. Roode (A) reeks. Fig. 9. Steenrood (faktor T). Fig. 10. Donkerroodkras (faktor Cd), Fig. 11. Lichtroodkras (faktor Cl), Fig. 12. Vaalgehamerd (faktor Gh). Fig. 13. Vaal (faktor c).

CHRISTIE en WRIEDT geven een afbeelding van een dergelijke roode, welke zij in hun proeven uit zwart en domineerend rood verkregen. Het vleugelschild, hals en hoofd, en borst, zijn van een gelijke, donker-roode kleur; de slagpennen schijnen lichter van kleur te zijn. Staart en stuit zijn van een blauwgrijze kleur, de dwarsband echter ontbreekt.

2. *Steenrood of rood*. Hals, hoofd en vleugelschild zijn hier egaal rood van kleur. Slagpennen in opgevouwen toestand meestal meelgrauw van kleur, evenals de staart; de laatste echter zonder een dwarsband (het z.g. „washed out type”, zooals COLE dit beschrijft). Soms kan over staart en vleugelpennen een eenigszins blauwachtige tint liggen. De sterkste roodkleuring is in het midden van den binnenvlag, waar bij de zwarte reeks de kleuring in het algemeen het lichtste was.

3. *Donkerroodkras*. Is in overeenstemming met het „central shaft type” van COLE uit de in het vorige hoofdstuk besproken reeks. Hier is weer een lichter V-vormige figuur aanwezig aan het distale einde van de dekveeren, waardoor de krassing ontstaat. Voor staart en slagpennen geldt, evenals voor de volgende leden dezer serie, hetzelfde als gezegd is bij de steenrooden of rooden.

4. *lichtroodkras*. Dit type is te vergelijken met het „inner-vane” type der blauwkrassen. Hier is weer een grooter of minder groot deel van de binnenvlag van de veer lichter van kleur dan de buitenvlag, waardoor de krassingstoestand ontstaat.

5. *Vaalgehamerd of roodvaal*, een vorm volkomen te vergelijken met de blauwgehamerden, daar op een meelgrauw veld de roode afteekeningen, welke beschreven zijn bij de blauwgehamerden, kunnen voorkomen. Het kan voorkomen, dat hier het vleugelschild in zijn geheel lichtrood van kleur is, zoo echter, dat de 2 roode dwarsbanden en de afteekeningen op het vleugelschild nog duidelijk te zien zijn.

6. *Vaal*. Evenals bij de blauwen vindt men 2 vleugeldwarsbanden op den dekvleugel, hier echter rood van kleur. Het vleugeldek, de staart en de slagpennen kunnen zeer licht van kleur zijn; somstijds is het, alsof het hoofd en een gedeelte van den hals met meel bestrooid zijn (z.g. „mcaly”). Een ander type van vaal is over het geheel donkerder van kleur, hoofd en hals eveneens, terwijl dan de staart en slagpennen een eenigszins blauwe tint kunnen vertoonen. Vermoedelijk staat dit type in dezelfde verhouding tot rood, als vetblauw tot blauw.

COLE (1914) bespreekt de verhouding van blauw tegenover recessief rood. Theoretisch kan men zich de mogelijkheid voorstellen, uit blauw

en recessief rood in  $F_2$  een roode met 2 banden te verkrijgen, in kleurpatroon gelijk aan de blauwe. Blauw  $\times$  rood zou een geheel zwarte  $F_1$  geven, en 2 van deze  $F_1$  jongen, onderling gepaard, een  $F_2$ , bestaande uit 9 zwarten, 3 blauwen, 3 rooden en één roode met de 2 banden. COLE meende, dat deze laatste vorm overeen zou komen met een vorm van roodband, welke bij de postduiven voorkomt, en bekend staat als vaal (mealy). Hierbij is de algemeene lichaamskleur blauwachtig, maar de

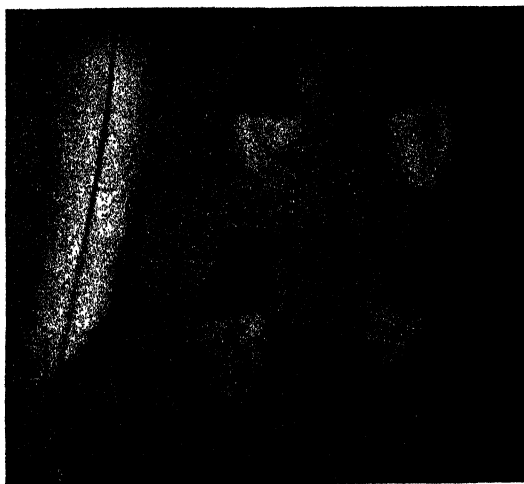


Fig. 14 Roode (A) reeks. A = staartveer van een A-roode (factoren T, Cd, Cl, Gh of c). B = vleugeldekveer van een steenroode (factor T). C = id van een donkerroodkras (factor Cd). D = id. van een lichtroodkras (factor Cl). E = id. van een vale (factor c).

banden op de vleugels en de *dwarsband* op den staart, zijn rood in plaats van zwart. COLE verkreeg uit zijn kruisingen geen vogels van dit type, en hij neemt als waarschijnlijk aan, dat het kleurpatroon, dat als roodband of vaal bij postduiven bekend is, afhankelijk is van een bijzonderen factor, welke inwerkt op wat anders een blauwe met zwarte banden zou zijn.

Deze factor is sex-linked. Hij concludeert verder, dat de factor c, voor het vormen der banden, alleen inwerkt op zwart en niet op recessief rood. Hij deelde mee, dat hij nog niet in staat was eenige van de variaties in rood te verklaren, welke samengaan met de aanwezigheid of afwezigheid van den S-factor. Later vermeldt COLE (1919) bij valen het *afwezig* zijn van den staartband. In de eerste plaats zij hier opgemerkt, dat roodgebande of vale postduiven, evenals elke andere roode, die den A-factor bevat, *nooit* een roode dwarsband op den staart bezitten, maar aan vleugelslagpennen en staart meestal meelgrauw gekleurd zijn, soms lichter of blauwachtig getint. Ik vermeldde reeds bij de bespreking der verhouding van domineerend rood (A) t.o. van zwart (B),

dat bij de mannelijke dieren soms zwarte vlekken tusschen het rood voorkomen, welke onregelmatig over de veeren van vleugels en staart zijn verspreid, en dat de door de zwarte vlekken ingenomen oppervlakte na elke rui-periode uitgebreider wordt. In hoeverre hierop de interne secretie der geslachtsklieren van invloed is, is natuurlijk zonder nader onderzoek niet uit te maken. Wanneer deze zwarte vlekken in den staart aanwezig zijn, dan kan soms een groot gedeelte van het distale eind van een staartveer er in betrokken zijn. Meestal is dit het geval met de helft van de veer, precies door de schacht van het niet-zwarte gedeelte gescheiden. Bij alle exemplaren, die een staartveer met dergelijk groot zwart gedeelte hadden, was de dwarsband zeer duidelijk waarneembaar, als zwart tegenover blauw. De veronderstelling van COLE, dat de vleugelbanden alleen kunnen optreden als zwart pigment aanwezig is, is door mijn eigen onderzoekingen gebleken niet juist te zijn. Wel meen ik, dat de staartband alleen dan tot uiting kan komen, indien zwart pigment aanwezig is.

NUTTALL (1917), die zijn proeven eveneens uitsluitend met postduiven deed, vermeldt ook het ontbreken van den dwarsband aan den staart bij roodkrassen en valen. Tevens deelt hij mee, dat roodkras ♂♂, voortgekomen uit roodkras en blauwkras ouders, altijd zwarte stipjes, vlekjes of streepen in de veeren bezitten, welke niet voorkomen bij de vrouwelijke dieren van dezelfde kleur. Hier komen wel bruine vlekjes in de staartveeren voor. Bij rooden, voortgekomen uit roodkras  $\times$  roodkras, of vaal  $\times$  roodkras, ontbrak dit wel eens. Hij meent, dat daardoor de homozygote dieren van de heterozygote te onderscheiden zijn. Aangezien echter, daar de 'A-factor sex-linked is, alle vrouwelijke dieren, welke den A-factor bezitten, heterozygoot daarvoor zijn, zouden deze allen zwarte vlekken, streepjes of stippen tusschen de veerbaardjes moeten vertoonen, indien de meening van NUTTALL, dat dit een teeken van heterozygotie zou zijn, juist' is. Aangezien echter, eveneens volgens mededeeling van hemzelf, deze vlekken en streepen in de veeren alleen zwart zijn bij de ♂♂ dieren en nooit bij ♀♀ dieren, ben ik van opinie, dat deze meening niet juist is.

In 1919 beschrijven COLE en KELLEY het domineerende, door den A-factor verwekte, rood. Zij deelen mee, dat rooden van het A-type wel duidelijk en diep rood zijn, maar niet uniform van kleur. Kenmerkend voor alle duiven, die tot, dit domineerend roode type behooren, is een eigenaardig lichter worden der kleur naar den staart toe, door de En-

gelsche fokkers „washed out appearance” genoemd. Bij de beschrijving van de *valen* wordt dan even vermeld, dat de dwarsband aan het distale einde der staart *afwezig* is, en wordt van een licht gekleurde staart gesproken, dezelfde tint vertoonend van de basis tot aan den top.

COLE (1914) toonde aan, dat de S-factor cryptomeer in rood en geel aanwezig kan zijn; de aanwezigheid van B (de grondfactor, voor de zwarte kleurreeks) blijkt dus noodzakelijk te zijn om de werking van S, de gelijkmatige verspreiding van zwart pigment, mogelijk te maken. Daarom, zooals reeds is meegedeeld, kunnen T, C, Gh en c alleen werken als S afwezig is. SARAH VAN HOOSEN-JONES meent tevens, dat deze factoren slechts kunnen werken, als B alleen aanwezig is. Uit 7 paringen waar rooden, (vermoedelijk recessief-rood en heterozygoot voor S) gekruist werden met blauwen, verkreeg zij zwarten, blauwkrassen, sooty's en blauwen, wat dus bewijst, dat er, onder de recessief rooden, dieren voorkwamen, die cryptomeer een of meer der factoren S, C, So (sooty) en c droegen.

Uit 9 kruisingen van geel met blauw bleek hetzelfde. Verder vermeldt zij, dat het niet mogelijk was de verschillende typen van de in vorig hoofdstuk besproken reeks ook voor de dominant-rooden te bepalen, in verband met het sex-linked zijn van den A-factor. De z.g. *valen* en roodkrastypen kwamen, volgens haar, niet overeen met de blauwen en blauwkrassen van de B-serie. De mogelijkheid bestaat natuurlijk, dat zij in het geval van de B-serie uitging van het „central shaft type” (Cd) en er bij de roodkrassen tevens „inner vane” typen (Cl) voorkwamen. Haar meening is, dat de eenige weg om de overeenkomstige patronen in deze twee series te leeren kennen, bestaat in kruising van deze rooden met B-blauwen (cc). Enkele proeven welke zij nam, toonden wel aan, dat A-vogels de factoren S, C en So kunnen bevatten. Echter vond zij geen T en c.

### *Eigen onderzoek*

1. *Rood*, dus met gelijkmatig roodgekleurd vleugeldekschild. Deze bevatten den factor T, welke bij de B-reeks de z.g. zwartkrassen vormt. Wanneer de T-factor te samen komt met den A-factor voor domineerend rood, ontstaan de rooden.

Proef 1. rood × roodkras gaf 1 vaal ♂, 1 steenrood ♀, 1 blauwkras ♀.

„ 2. id. × roodvaal „ 2 roodvaal ♀, 1 zwartkras ♀, 1 blauw ♀.

„ 2a. id. × vaal „ 1 zwartkras ♀.



De roode uit proef 1 was verkregen uit rood  $\times$  blauw, de roodkras uit blauwkras  $\times$  roodkras, terwijl de laatste uit blauwkras  $\times$  vaal voortkwam.

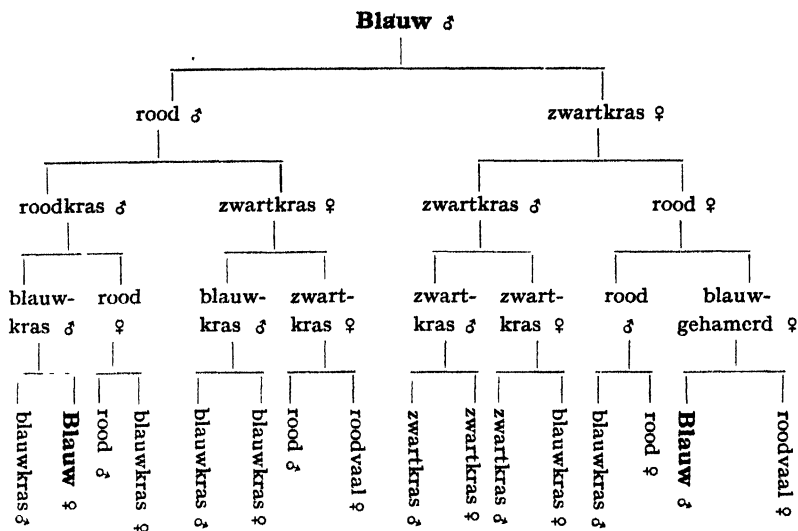
In proef 2 kwam de roode uit zwartkras  $\times$  vaal, de roodvale uit roodvaal  $\times$  blauw. Waren hier meer jongen gefokt, dan zouden er ook wel valen en blauwgehamerden verschenen zijn.

Proef 3. rood  $\times$  zwartkras gaf 1 rood, 1 zwartkras.

„ 4. id. $\times$	id.	„ 1 rood, 1 zwartkras.
„ 5. id. $\times$	id.	„ 1 rood, 1 zwartkras, 1 roodkras en 1 blauwkras.
„ 6. id. $\times$	id.	„ 2 rood, 2 zwartkras.
„ 7. id. $\times$	id.	„ 2 rood, 3 zwartkras, 1 vaal en 2 blauw.
„ 8. id. $\times$	id.	„ 2 zwartkras.
„ 9. id. $\times$	id.	„ 2 zwartkras.

In proef 7 komen slechts rooden en zwartkrassen voor, dus dieren welke den T-factor dragen, en valen en blauwen, welke den c-factor dragen. Hoe voorzichtig men moet zijn, met het concludeeren tot de genotypische formule van een individu, wordt hier duidelijk aangetoond. De in deze proef gebruikte roode was de ♂ en kwam voort uit een zwartkras ♀ en een roodkras ♂. Deze beiden leverden 7 jongen: 2 zwartkras, 2 rood, 2 blauwkras en 1 roodkras, dus geen enkele blauw of vaal. De zwartkras ♀ was weer een nakomeling van een zwartkras ♀ en een blauwkras ♂; de roodkras ♂ van een roode ♀ en een blauwkras ♂. De beide ouders en de 4 grootouders waren dus geen van allen blauw of vaal. Van de grootouders, was er één uit rood en roodvaal, één uit blauwkras en blauwkras, één uit rood en blauwkras en één uit blauwkras en *blauw*. Bij de betovergrootouders welke bekend waren kwamen enkele blauwen voor. Wat de zwartkras ♀ uit proef 7 betreft, deze kwam uit een zwartkras ♂ en een roode ♀. De laatste zwartkras ♂ was weer uit 2 zwartkrassen voortgekomen; de roode ♀ uit een roode ♂ en een blauwgehamerde ♀. Ook onder de 4 grootouders van de moeder was dus geen enkele blauw of vaal. De afstamming dezer laatste 4 grootouders was: één uit blauwkras en zwartkras, één uit 2 zwartkrassen, één uit blauwkras en rood en één uit roodvaal en *blauw*. Pas in het 4e geslacht kwam dus weer een blauwe te voorschijn.

Onderstaand schema geeft een duidelijk overzicht van het voorgeslacht van deze duif.



Dit is wel een bewijs, hoe lang een recessieve eigenschap cryptomeer aanwezig kan blijven, om bij een toevallige geschikte combinatie te voorschijn te komen.

Proef 10. rood × donkerblauwkras geeft 3 rood, 2 zwartkras en 3 donkerroodkras.

„ 11. id. ×	id.	„ 1 rood, 1 zwartkras.
„ 12. id. ×	id.	„ 1 donkerroodkras, 1 donkerblauwkras.
„ 13. id. ×	blauwkras	„ 1 rood, 1 blauwkras, 2 blauw.
„ 14. id. ×	id.	„ 1 roodkras, 3 zwartkras.
„ 15. id. ×	id.	„ 2 zwartkras.
„ 16. id. ×	id.	„ 2 donkerblauwkras.
„ 17. id. ×	id.	„ 1 rood, 1 roodkras.
„ 18. id. ×	id.	„ 1 roodvaal, 1 blauwgehamerd.

Bij proef 13 was bekend, dat de roode was voortgekomen uit rood en blauw, de blauwkras uit blauwkras en vaal.

Proef 19. rood × blauwgehamerd geeft 3 rood, 1 roodkras, 1 zwartkras, 1 blauwkras.

„ 20. id. ×	id.	„ 2 rood, 1 roodkras, 3 zwartkras, 1 blauwkras.
-------------	-----	---

In deze 2 proeven werd dezelfde ♀ (blauwgehamerd) gepaard met 2 verschillende roode ♂♂. De eene roode ♂ was uit rood ♂ × donkerblauwkras ♀ voortgekomen, de andere uit rood ♀ × blauwkras ♂.

Proef 21. rood × blauw geeft 1 rood, 2 zwartkras, 1 blauwkras.

„ 22. id. × id. „ 2 zwartkras. 1 blauw.

„ 23. id. × id. „ 1 rood, 2 blauwkras.

We zien hier dus, evenals bij zwartkras en blauw, niet meer dan 2 kleurpatronen uit één paring optreden.

Proef 24. donkerroodkras × zwartkras geeft 2 zwartkras.

„ 25. id. × id. „ 1 zwartkras, 2 donkerroodkras en 1 blauw.

„ 26. roodkras × id. „ 3 rood, 1 blauwkras

„ 27. id. × id. „ 1 rood, 1 zwartkras.

„ 28. id. × id. „ 1 zwartkras.

„ 29. id. × blauwkras „ 1 vaal, 1 roodvaal, 1 blauwkras.

„ 30. id. × id. „ 2 roodkras, 1 blauwkras.

„ 31. id. × id. „ 2 blauwkras.

„ 32. id. × id. „ 2 roodkras, 1 blauwkras.

„ 33. id. × id. „ 1 blauwkras, 2 blauw, 1 vaal.

„ 34. id. × id. „ 1 roodkras, 1 blauwkras.

„ 35. id. × id. „ 2 roodkras, 1 blauwkras, 1 vaal.

Proef 36. lichtroodkras × blauwgehamerd geeft 2 roodvaal, 1 lichtroodkras en 1 lichtblauwkras.

„ 37. roodkras × id. „ 2 roodkras

„ 38. id. × id. „ 5 roodkras, 3 blauwkras

Proef 39. roodkras × blauw geeft 1 blauwkras, 1 vaal.

„ 40. id. × id. „ 2 roodkras, 1 blauwkras.

Proef 41. roodvaal × zwartkras geeft 2 rood, 1 blauwkras.

„ 42. id. × id. „ 1 zwartkras, 1 blauw.

Proef 43. roodvaal × blauwkras geeft 2 blauw.

„ 44. id. × id. „ 1 blauwkras, 1 blauw.

„ 45. id. × id. „ 1 roodkras, 2 blauwkras, 1 vaal.

„ 46. id. × id. „ 1 roodkras, 1 vaal.

„ 47. id. × id. „ 1 blauwkras, 1 roodvaal, 2 vaal en 1 blauw.

Proef 48. roodvaal × blauwgehamerd geeft 1 blauwgehamerd, 1 vaal.

Proef 49. roodvaal × blauw geeft 1 roodvaal, 1 blauwgehamerd, 1 vaal, 1 blauw.

„ 50. id. × id. „ 2 roodvaal, 1 vaal.

Proef 51. vaal  $\times$  zwartkras geeft 1 rood, 1 zwartkras.

„ 52. id.  $\times$  id. „ 2 rood, 1 zwartkras, 1 blauw.

Proef 53. vaal  $\times$  blauwkras geeft 1 roodkras.

„ 54. id.  $\times$  id. „ 1 roodkras, 1 blauw, 1 vaal.

„ 55. id.  $\times$  id. „ 1 blauwkras, 1 roodvaal.

„ 56. id.  $\times$  id. „ 1 roodkras, 1 vaal, 1 blauw.

Proef 57. vaal  $\times$  blauwgehamerd geeft 2 roodvaal, 1 blauwgehamerd.

Proef 58. vaal  $\times$  blauw geeft 2 blauw.

„ 59. id.  $\times$  id. „ 2 vaal, 1 blauw.

„ 60. id.  $\times$  id. „ 2 vaal, 1 blauw.

„ 61. id.  $\times$  id. „ 2 vaal, 2 blauw.

„ 62. id.  $\times$  id. „ 2 blauw.

Proef 63. vaal  $\times$  vaal geeft 2 vaal, 1 blauw.

Wat betreft de patronenreeks van deze domineerende rooden, zien we een absolute overeenkomst met de patronenreeks der in het begin van dit hoofdstuk besproken B-serie. Hoewel dit in de tabellen niet vermeld is, heb ik bij deze reeks 2 afwijkingen van de verwachting verkregen. Zoo werd éénmaal uit donkerblauwkras  $\times$  vaal een duidelijke zwartkras verkregen en éénmaal uit donkerblauwkras  $\times$  roodkras een roode. Waar echter mijn duiven steeds allen in één groot hok vertoeven, is de mogelijkheid niet uitgesloten, dat een andere  $\delta$ , dan degene waarmee de duif gepaard was, als de vader van deze moet worden aangezien. In 64 proeven met een totaal van 200 nakomelingen zijn dit de eenige uitzonderingen. Van één der uitzonderingen ben ik bijna absoluut zeker, dat zij tengevolge van een door mij niet bedoelde paring is voortgekomen, daar de eieren, waaruit deze duif voortkwam, werden gelegd in den tijd, dat de  $\delta$ , welke bij dit koppel behoorde, aan een wedvlucht deelnam.

In de literatuur over de erfelijkheid der kleurpatronen heb ik nergens onderzoekingen van anderen omtrent dit punt kunnen vinden. NUTTALL (1917) werkte eveneens met postduiven, en wel met roodkras, blauwkras, vaal en blauw. Zooals COLE (1919) reeds opmerkte, was hem de genotypische formules van zijn duiven onbekend; voor het domineerende rood nam hij aan  $R =$  factor voor rood,  $C$  voor kras; een roodkras kon dus zijn  $RRCC$ ,  $RRCC$ ,  $RrCc$ ,  $RrCc$ , terwijl hij nog een 5de mogelijkheid aannam, nl.  $RcrC$ . Zooals ook reeds COLE vermeldde, is natuurlijk factorieel  $RrCc = RcrC$ . Tevens hield hij geen rekening

met den sex-linked A-factor en nam hij aan, dat alle mogelijke genotypen, die konden voorkomen, in gelijken getale vertegenwoordigd waren. Onder 71 nakomelingen uit roodkras  $\times$  roodkras verkrijgt hij 50 roodkras, 11 blauwkras, 8 vaal en 2 blauw.

Uit roodkras met blauwkras krijgt hij onder 95 jongen: 41 roodkras, 50 blauwkras, 2 vaal en 2 blauw.

Uit roodkras  $\times$  vaal komen 28 roodkras, 11 vaal, 4 blauwkras en 2 blauw.

Uit vaal  $\times$  vaal verschijnen: 28 vaal en 5 blauw. Hij berekent daarbij, dat 30.2 vaal en 2.8 blauw te verwachten zouden zijn. Dat de cijfers vrijwel overeenstemmen kan slechts toeval zijn, daar zijn vooronderstelling omtrent de mogelijke genotypen onjuist is. Houden wij rekening met het feit, dat A sex-linked is, dan blijken slechts de volgende genotypen mogelijk te zijn:

$\sigma\sigma$  RRcc en Rrcc

$\varphi\varphi$  Rrcc.

Zijn deze in gelijk aantal aanwezig dan geven de beide mogelijke paringen:  $\varphi$  Rrcc  $\times$   $\sigma$  RRcc = 2 RRcc + 2 Rrcc = 4 vaal

$\varphi$  Rrcc  $\times$   $\sigma$  Rrcc = 1 RRcc + 2 Rrcc + 1 rrcc = 3 vaal + 1 blauw.

Op 8 jongen zouden dan 7 vaal, 1 blauw zijn, wat, omgerekend op 33,  $28\frac{7}{8}$  vaal :  $4\frac{1}{8}$  blauw wordt, in zeer goede overeenstemming met de verkregen cijfers (28 : 5).

Hoewel natuurlijk al deze berekeningen, in verband met de onbekendheid der genotypische formules wat kleur en patroon aangaat, weinig waarde hebben, zijn de uitkomsten van NUTTALL toch in overeenstemming met mijn resultaten, daar hij uit roodkrassen  $\times$  roodkrassen verkrijgt: roodkras, blauwkras, vaal en blauw, en uit vaal  $\times$  vaal: alleen valen en blauwen, dus gebanden, en er dus geen typen verschijnen, die hooger in de reeks der kleurpatronen liggen, dan die der ouders. Eénmaal slechts maakte ik een kruising van rood en zwart en verkreeg hieruit één roode en één roodkras. De roode welke ik verkreeg was van hetzelfde type als de roode ouder.

Een egaal roode verkreeg ik niet.

Wat de verdere uitkomsten aangaat, verkreeg ik uit: rood  $\times$  zwartkras, uit één paar hoogstens 2 typen van kleurpatronen, nooit 3, dus geheel in overeenstemming met de resultaten uit zwartkras  $\times$  zwartkras.

Rood met blauwkras, of rood met roodkras, rood met blauwge-

hamerd of roodvaal, gaf nooit meer dan hoogstens 3 soorten van kleurpatronen onder de nakomelingen van één paring, in volkomen overeenstemming met wat verkregen werd bij de B-reeks. In mijn aantekeningen is niet altijd vermeld of een kras tot de donkerkrassen of de lichtkrassen behoorde. Waar dit wel het geval was, heb ik dit in de tabellen aangeteekend; wanneer echter roodkras of blauwkras opgegeven staat, dan is niet met zekerheid bekend of we te doen hebben met een donkerkras, dan wel met een lichtkras. Zoover dit is na te gaan, is er geen enkele afwijking van de bij de blauwkrassen verkregen resultaten.

Met betrekking tot de kleurpatronen van de roode (A) reeks, en in vergelijking met de zwarte (B) reeks, kunnen we dus de volgende conclusies trekken:

		bezitten den factor T	
1. steenrood of rood	en zwartkras		
2. donkerroodkras	en donkerblauwkras	"	Cd
3. lichtroodkras	en lichtblauwkras	"	Cl
4. roodvaal	en blauwgehamerd	"	Gh
5. vaal	en blauw	"	c
6. vaal zonder banden	en blauw zonder banden	"	ba

Vaal zonder banden, hoewel ik die zelf niet voor mijn proeven gebruikt heb, komt toch voor en kan vergeleken worden met blauw zonder banden (de „barless” van SARAH VAN HOOSSEN-JONES).

CHRISTIE en WRIEDT (1923) kruisten dominant roode Noorsche petenten met eenkleurige gele Deensche tuimelaars. Uit 5 paringen van zwart met Deensche tuimelaar bleek, dat deze laatste niet in het bezit is van den dominanten A-factor.

De kruising van de dominant roode Noorsche petent, met de gele eenkleurige Deensche tuimelaar, gaf dominant rooden en dominant gelen in ongeveer gelijk aantal. Te oordeelen naar de afbeelding waren deze dominant rooden van een zeer dieproode kleur, voor zoover lichaam, hals, kop, en dekvleugels betreft. De slagpennen waren iets lichter van tint, terwijl de staart niet de „washed out appearance” vertoonde, maar vermoedelijk donkerder van kleur was, en veel geelk op een blauwachtig grijs, echter zonder een spoor van dwarsband. Daar de gele Deensche tuimelaar uniform van kleur was, zal deze waarschijnlijk den factor S gedragen hebben en zou dus *deze* roode gelijk zijn aan een zwarte (S), waaraan de A-factor voor domineerend rood is

toegevoegd. De Noorsche petent bleek heterozygoot te zijn voor d en r (In hun formule wordt A gebruikt, om aan te duiden den factor voor dominant rood, r dien voor recessief rood en stelt d een recessieve verdunningsfactor voor).

CHRISTIE EN WRIEDT vervolgden deze proeven door 2 roode  $F_1$  ♂♂ terug te kruisen met gele Deensche tuimelaars. Uit deze paringen verschenen 7 rooden, 1 zwarte, 7 gelen en 5 leverkleurigen (dun of grau). Bij hun verdere proeven verkregen zij uit een roode  $F_1$  ♀, gepaard met een blauwe postduif ♂, 3 rooden, 2 zwarten en 3 blauwen. Uit deze laatste proef blijkt dus duidelijk, dat er ook rooden voorkomen die den spreidingsfactor S dragen en alleen door den kleurfactor A van geheel zwarten verschillen. COLE en KELLEY (1919) deelen mee, dat zij door kruising van A-rooden en homozygote zwarten (dus SS), rooden verkregen. Zij vermelden, dat de dominante (A) rooden en de (B) zwarten types hebben, die min of meer overeenkomen. Vogels van de A-serie, die geheel zwart zouden zijn bij afwezigheid van A, dus S bevatten, hebben vleugeldekveeren, hoofd, hals en rug van een fraai effen rood. Ze zijn licht in de buitenste slagpennen, stuit, staart, flanken en lager gedeelte der buik, welke soms roest-blauw, soms bruin, zijn. Wij vinden hier dus een beschrijving van deze S-rooden, die overeenkomt met hetgeen is af te leiden uit de afbeelding van CHRISTIE en WRIEDT.

Ten slotte vermeld ik nog de resultaten, verkregen met een roode (T) ♂. Deze ♂ kwam voort uit de paring van een roode (T) ♂ met een donkerblauwkras (Cd) ♀. De 4 grootouders waren respectievelijk van vaderskant een zwartkras (T) ♂ en een vale (c) ♀; van moederszijde een blauwkras ♂, (waarvan onbekend Cd of Cl) en een roode (T) ♀.

Deze roode ♂ werd in achtereenvolgende jaren gepaard als volgt:

- |    |                           |   |
|----|---------------------------|---|
| 1. | Rood ♂ × lichtblauwkras ♀ | gaf 2 donkerblauwkras.  |
| 2. | id. × blauw               | „ „ 1 donkerblauwkras, 2 rood.                                |
| 3. | id. × id.                 | „ „ 1 donkerblauwkras, 2 zwartkras, 1 rood.                   |
| 4. | id. × blauwgehamerd       | „ „ 2 donkerblauwkras, 2 zwartkras, 2 donkerroodkras, 2 rood. |
| 5. | id. × lichtblauwkras      | „ „ 1 donkerblauwkras, 1 zwartkras, 2 donkerroodkras.         |

---

Totaal 5 rood, 4 donkerroodkras, 5 zwartkras, 7 donkerblauwkras.

dus 10 T-typen en 11 Cd-typen (Verwacht 10.5 : 10.5).

9 A-rooden en 12 B-zwarten (verwacht 10.5 : 10.5).

In het geheel verwacht:

5.25 rooden, 5.25 donkerroodkras, 5.25 zwartkras en 5.25 donkerblauwkras, terwijl verkregen werden:

5 rood, 4 donkerroodkras, 5 zwartkras, 7 donkerblauwkras.

In verband met het gering aantal nakomelingen een uitkomst, die zeer zeker vrij goed de verwachting benadert.

De blauwkrassen (de lichtblauwkrassen) en de gehamerden zijn *niet* geheel gelijk in voorkomen. De factoren Cl en Gh schijnen nog beïnvloed te worden door andere, nog onbekende, factoren. De lichtkrassen vertoonen onderling een groot verschil, wat de uitbreiding der krassing aangaat, evenals de gehamerden wat de hoeveelheid vlekken betreft. Dit doet vermoeden, dat er hier nog factoren werkzaam zijn, die invloed hebben op de hoeveelheid veeren van den dekvleugel, welke gekrast of gehamerd zijn.

De donkerblauwkrassen en zwartkrassen hebben bijna alle dekveeren met de aan deze patroonsoorten eigen teekening voorzien.

Bij de bespreking van de blauwkrassen deelde COLE reeds mee, dat er eigenlijk een geleidelijke overgang was tusschen het inner vane type en het central shaft type.

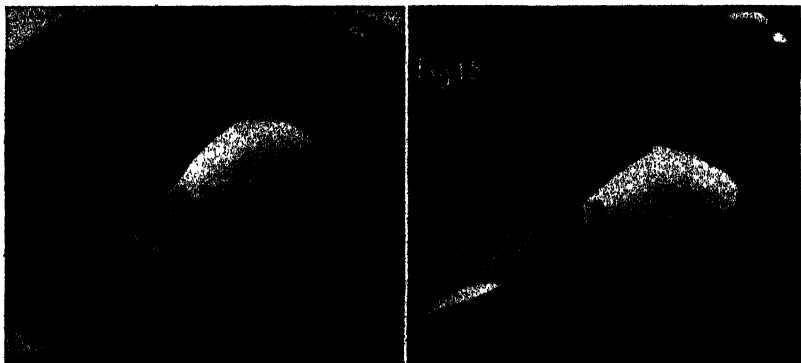


Fig. 15. Blauw ♀ met aanduiding van 3<sup>en</sup> vleugelband

Fig. 16. Vaal ♀ met aanduiding van 3<sup>en</sup> vleugelband

Hetzelfde geldt ook voor de roodgehamerden en de roodkrassen. Zoowel bij de lichte krassen als de donkere krassen is steeds de schouderstreek het donkerst gekrast en het centrale gedeelte van den dek-



vleugel het lichtst van kleur. Ook bij blauwband en vaal is de breedte van de vleugelbanden bij alle individuen niet steeds gelijk. Zelfs komen er van de laatste typen dieren voor, welke een aanduiding hebben van een 3de vleugelband (fig. 15 en 16).

Om over de aanwezigheid van deze veronderstelde factoren eenig idee te krijgen, zou een uitgebreid, lastig en langdurig onderzoek noodzakelijk zijn.

### *Résumé*

1. In dit hoofdstuk zijn verschillende factoren besproken, die de kleurpatronen der zwarte (B) serie en der dominant-roode (A) serie bepalen.

2. De betreffende kleurfactoren zijn B, de grondfactor der zwarte pigment-reeks, en A, de grondfactor der dominant-roode serie.

3. De kleurpatronen van de B-reeks, welke onderzocht werden, zijn: 1 zwart, 2 zwartkras, 3 donkerblauwkras, 4 lichtblauwkras, 5 blauwgehamerd en 6 blauw.

4. De overeenkomstige patronen van de A-reeks zijn: 1 egaal rood, 2 rood, 3 donkerroodkras, 4 lichtroodkras, 5 vaal- of roodgehamerd of roodvaal, en 6 vaal.

5. Zwart en egaal rood zijn, wat patroonteekening aangaat, gelijk, en verschillen van de andere leden van beide reeksen door een spreidingsfactor S, welke domineert of epistatisch is ten opzichte van de andere leden der series.

6. De leden der B-reeks, behalve zwart, komen overeen in lichaams- en staartkleur. De laatste is steeds blauw, met zwarten eindband.

7. De leden der A-reeks, uitgezonderd egaal rood, hebben denzelfden lichaams- en staartkleur. De staart kan de „washed out appearance” vertoonen en is dan meelgrauw; of wel hij kan een blauwachtige tint hebben. Nooit komt een dwarsband voor aan het distale einde.

8. Bij A ♂♂ komen zwarte stipjes of vlekken over de veeren verspreid voor. Indien deze vlekken aan een gedeelte van het distale eind van een staartveer voorkomen, is hier duidelijk de einddwarsband te onderscheiden. Daardoor kan men aannemen, dat deze dwarsbandslechts tot uiting kan komen, indien zwart pigment aanwezig is.

9. Voor rood en zwartkras is een factor T aangenomen, voor don-

kerroodkras en donkerblauwkras een factor Cd, voor lichtroodkras en lichtblauwkras een factor Cl, voor roodvaal of roodgehamerd en blauwgehamerd een factor Gh, voor vaal en blauw een factor c.

10. De leden der reeks, uitgezonderd zwart bij de B-serie en egaal rood bij de A-serie, vormen een multiple allelomorphe reeks en geen epistatische.

11. T domineert over Cd, Cl, Gh en c;

Cd over Cl, Gh en c; Cl over Gh en c, en Gh over c. c is dus recessief ten opzichte van de andere kleurpatronen.

12. Zwart en egaal rood kunnen zijn SSXX of SsXX, waarin X voorstelt een der factoren T, Cd, Cl, Gh en c.

13. Uit paring van 2 zwarten of 2 egaal rooden onderling, of uit paring van een zwarte of egaal roode met een blauwe of vale zullen daarom hoogstens 3 soorten van kleurpatroon verkregen kunnen worden.

14. Uit paring van dieren, welke één der factoren T, Cd, Cl, of Gh, dragen, met gelijke typen of met c-dieren (dus blauw of vaal), zullen niet meer dan 2 kleurpatroon-typen kunnen ontstaan.

15. Uit kruising van dieren, welke S bezitten (dus egaal rood of zwart) met T-, Cd-, Cl- of Gh-dieren, kunnen hoogstens 4 kleurpatroon-typen te voorschijn komen.

16. Uit kruising van dieren, welke T bezitten, met Cd-, Cl- of Gh-duiven; uit kruising van Cd-dieren met Cl- of Gh-vogels, en uit kruising van Cl-dieren met Gh-dieren kunnen we hoogstens 3 soorten van kleurpatroon verkrijgen.

17. De resultaten van DARWIN en STAPLES-BROWNE, zijn in verband met het besprokene, slechts te beschouwen als toevallige, doch volkomen verklaarbare factorencombinaties.

18. De werking van nog onbekende factoren, die de uitbreiding van de teekening van lichtkrassen en gehamerden bepalen, moet worden aangenomen.

## VIERDE HOOFDSTUK

### DE VETKLEUR

Door enkele onderzoekers, o.a. COLE en STAPLES-BROWNE, is er op gewezen, dat eenzelfde kleur en kleurpatroon bij duiven in verschillende tinten kan voorkomen.

Eén dezer tinten is de *vetkleur*. Het duidelijkst is deze tint te onderscheiden op den dekvleugel bij blauwen en lichtblauwkrassen, dus bij die kleurpatronen, waarbij de hoeveelheid zwart in de dekveeren het kleinst is. De blauwen kunnen we, in verband hiermede, onderscheiden in *vetblauwen* en *blauwen*. Bij de blauwen is de kleur van het vleugelschild helder lichtgrijs; bij de vetblauwen geeft het geheel den indruk alsof de duiven *vuil* zijn en lijkt het, alsof de veeren met „vet” zijn ingesmeerd. De borst en het onderlichaam vertoonen hetzelfde verschil. Bij blauwkrassen, vooral licht-blauwkrassen, komt dit verschil eveneens duidelijk te voorschijn.

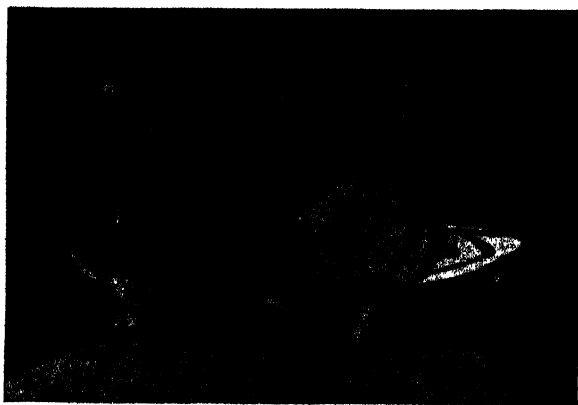


Fig. 17. Vetblauw ♀ (links) en blauw ♀ (de laatste met enkele witte slagpennen)

Bij zwartkrassen, is het verschil niet zoo opvallend, doordat het

vleugelschild hier geheel zwart is. Aan buik en onderlichaam kan men echter hetzelfde verschil tusschen zwartkrassen en vetzwartkrassen waarnemen. Bij de laatsten is tevens de zwarte kleur op het vleugelschild niet zoo diep zwart als bij de eersten. Zeer waarschijnlijk moet aan deze vetkleur ook het door COLE vermelde verschil in tint bij zwarten worden toegeschreven. Ook bij de A-rooden bestaat een onderscheid in tint bij dieren van eenzelfde kleurpatroon. COLE deelt mee, dat hij A-rooden aantrof, waarbij de staart en de vleugelslagpennen de z.g. „washed out appearance” vertoonden, waarbij de kleur bleek, meelgrauw, van tint was. Tevens vond hij rooden, waarbij de staart en de vleugelslagpennen blauwachtig van tint waren. Bij valen van het eerste type is het geheel veel helderder van kleur en kan hoofd en een gedeelte van den hals een voorkomen hebben alsof ze met meel bestrooid zijn. Deze lichtgekleurde deelen zijn bij de andere soort (donker- of vetvalen) altijd donkerder gekleurd. Bij vetroodkrassen, waarbij dus de vleugelslagpennen en de staart blauwachtig van kleur zijn, is het verschil tusschen de gekraste en de niet-gekraste deelen niet zoo scherp, als bij de roodkrassen van de „washed-out appearance”.

Onderzoekingen hierover zijn mij uit de literatuur niet bekend.

De aanwezigheid van de eigenschap „vetkleur” blijkt dominant te zijn over zijn afwezigheid. Wanneer we een factor V voor de aanwezigheid van de vetkleur aannemen, dan zal dus een vetblauwe kunnen zijn: VVcc of Vvcc en een blauwe vvcc. Tevens blijkt, dat de A-rooden, welke blauwachtig gekleurde staart- en vleugelslagpennen bezitten, eveneens den factor V bevatten en een A-roode van het „washed-out type” dus de recessieve vorm vv is.

#### *De factor V bij de B-serie (zwarte reeks)*

Enkele paringen van dieren, welke tot de B-serie behooren en voor zoover factor V betreft, voorgesteld kunnen worden door vv  $\times$  Vv, gaven de volgende resultaten:

	vv	$\times$	Vv		vv		Vv
Proef 1.	Zwartkras	$\times$	vetblauw	geeft	1 blauw	en	1 vetblauw.
„ 2.	Blauwkras	$\times$	vetblauwkras	„	1 blauwkras	„	1 vetblauwkras.
„ 3.	id.	$\times$	id.	„	2 blauwkras	„	2 vetblauwkras.
„ 4.	id.	$\times$	id.	„	2 blauwkras	„	3 vetblauwkras.
„ 5.	id.	$\times$	id.	„	2 blauwkras.		

Proef 6. Blauwkras	×	vetblauwkras	:	1 blauwkras en	1 vetblauw.
„ 7. Blauw	×	id.	:		2 vetblauwkras.
„ 8. Zwartkras	×	vetzwartkras	:	1 blauwkras „	2 vetzwartkras.
Totaal				10 vv en 12	Vv
Verwacht				11 vv „ 11	Vv

De dieren met vetkleur, welke in deze proeven gebruikt werden, waren allen afkomstig uit paringen van vetkleurigen (V) met niet-vetkleurigen (vv) en dus zeker Vv. Drie paringen van vetblauwkrassen, voortgekomen uit vetblauwkrassen en blauwkrassen (dus Vv), gaven:

	Vv	×	Vv		VV of Vv	vv
Proef 9. vetblauwkras	×	vetblauwkras	geeft	3 vetblauwkras en	1 blauw.	
„ 10. id.	×	id.	„	2 vetblauwkras „	1 blauwkras.	
„ 11. id.	×	id.	„	3 vetblauwkras		
Totaal				8 VV of Vv en 2 vv		
Verwacht				7.5 VV of Vv en 2.5 vv.		

Een vetblauwkras, één der nakomelingen uit proef 10, gaf, met 2 verschillende blauwkrassen gepaard, in het geheel 7 jongen, allen vetblauwkras. Enkele verkregen vv-blauwkrassen, onderling gepaard, gaven steeds slechts blauwkrassen en blauwen.

#### *De factor B bij de A-serie (dominant-roode reeks)*

Zooals is meegedeeld, komen er onder de rooden ook dieren voor, waarvan de staartpennen en de vleugelslagpennen blauwachtig van tint zijn; bij andere rooden zijn deze veeren meelachtig wit. Het blijkt, dat de eersten VV of Vv zijn, de laatsten vv.

Een roodkras ♀ (vv), gepaard met een blauwe ♂ (vv), gaf 4 jongen, 2 blauwkrassen, een blauwe en een roodkras. Deze roodkras, een ♂, werd gepaard met een vetblauwkras ♀. Van de 2 jongen, die uit deze paring ontstonden, was de ééneetroodkras, de andere blauwkras.

Een vetvaal ♂, afkomstig uit een vetvale ♂ en een blauwe ♀, werd gepaard met een blauwkras ♀ en gaf: één roodkras, één vetblauw, één vetblauwkras, één vetvaal, één blauw, één blauwkras en één vaal, dus 3 Vv en 4 vv.

Dezelfde vetvaal ♂, gepaard met een vetblauwkras, gaf 7 jongen, allen vetblauwkras of vetblauw.

Een vetblauwkras ♂, gepaard met een roodkras ♀, gaf 2 vetblauwkras ♀♀ en 2 roode ♂♂.

Een vetroodkras ♂ (Vv) gepaard met een vetblauwe ♀ (Vv), gaf 8 jongen, nl. 5 roodkras en 3 blauwkras.

Van de 5 roodkrassen waren 3 vetroodkrassen en 2 roodkrassen, van de 3 blauwkrassen was 1 blauwkras en 2 vetblauwkrassen. Totaal 5 Vv of VV en 3 vv. (Verwacht 6 : 2).

De vetblauwe ♀ uit de vorige proef was afkomstig uit een vetvale ♀ en een blauwe ♂.

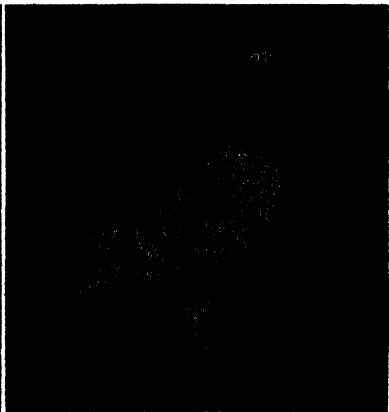
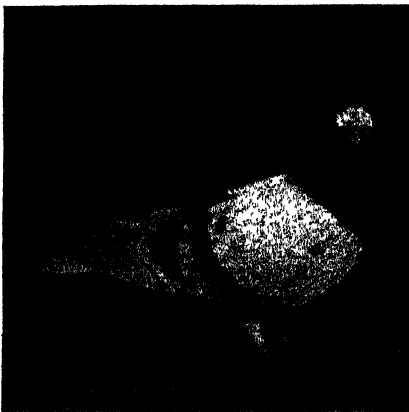


Fig. 18. Vetvaal of donkervaal ♂ (factor V)      Fig. 19. Lichtvaal of vaal ♂ (vv)

Twee vetvalen, onderling gepaard, gaven 3 jongen, 1 vetvaal, 1 vaal en 1 vetblauw.

Hoewel de proeven over de vetkleur nog niet geeindigd zijn, blijkt toch wel, dat we hier te doen hebben met een domineerende eigenschap. De uitkomsten van de proeven, die nog over te geringe getallen loopen, dan dat er groote waarde aan gehecht zou mogen worden, doen toch vermoeden, dat de vetblauwen, de vetblauwkrassen en de vetzwartkrassen, slechts door de aanwezigheid van een enkelen domineerenden factor, V, van de overeenkomstige niet-vette kleurtypen verschillen. Eveneens, dat de rooden, welke de blauwachtig getinte vleugelslagpennen en staartveeren bezitten, van de rooden van het „washed-out” type verschillen, doordat de eersten den factor V bezitten.

Aangezien in de volgende hoofdstukken enkele malen deze factor V

ter sprake wordt gebracht, vond ik het aangewezen, datgene te vermelden, wat mij tot heden omtrent dezen factor bekend is. Voor zoover het nog niet beeindigde onderzoek toelaat te oordelen, lijkt het zeer waarschijnlijk, dat de vetkleur veroorzaakt wordt door één enkele domineerende factor V, welke bij de zwarte B-reeks de besproken „vuile” tint aan de kleur geeft en bij de A-rooden de rooden vormt met de blauwachtige tint in vleugelslagpennen en staartveeren.

De valen, waarbij de factor V aanwezig is, worden door de fokkers vet- of donkervaal genoemd, in tegenstelling met de recessieve (vv) valen (dus AAccvv of Aaccvv), welke lichtvaal worden genoemd.

## VIJFDE HOOFDSTUK

### DE OOIEVAARKLEURIGEN OF GRIJZEN

In de genetische literatuur over duiven vinden we over de erfelijkheid van deze kleurtypen zeer weinig vermeld. BONHOTE en SMALLEY zijn, zoo ver mij bekend, de eenigen die over grijzen eenige meedeelingen doen van eigen onderzoekingen.

Hun grijzen (grizzles) beschrijven zij als duiven, waarbij de vlag van de veeren gedeeltelijk gekleurde en gedeeltelijk witte baardjes bevat. Dit patroon is, volgens hen, niet beperkt tot eenig bepaald gedeelte van een vogel, maar kan in elke veer voorkomen. Ook troffen zij effen gekleurde veeren bij grijzen aan. De grijzen, welke in mijn bezit zijn en waarmee mijn proeven werden verricht, komen met deze beschrijving van BONHOTE en SMALLEY overeen. De vlag van de veeren is bij deze grijzen eveneens gedeeltelijk gekleurd en gedeeltelijk wit en deze teekening komt voor bij alle veeren over het geheele lichaam. De verhouding van het gekleurde tot het niet-gekleurde gedeelte is echter bij de veeren onderling niet steeds gelijk.

Komt de beschrijving, welke BONHOTE en SMALLEY van hun grijzen geven, dus in het algemeen goed overeen met de grijzen welke ik bezit, toch is de afbeelding, welke zij bij hun werk gevoegd hebben, verschil-



Fig. 20. Staartveer, groote en kleine vleugeldeveer van een grijze.



lend van het mij bekende grijs. Het vleugelschild is hier donkergrijs, zonder waarneembare krassing; duidelijk zijn op den vleugel twee zwarte banden te onderkennen. Mijn grijzen zijn over het algemeen witter en lichter van kleur, terwijl de vleugelschilden de patroontekeningen kunnen vertoonen, welke besproken zijn bij de B-(zwarte) en A-(roode) reeks. Hoewel mijn resultaten in verschillende opzichten overeenkomen met die van genoemde schrijvers, zijn er toch wel duidelijke verschillen, zoodat het niet is uitgesloten, dat we met twee verschillende soorten van grijs te doen hebben, of dat er bij hun grijzen nog enkele andere factoren in het spel waren, die hun uitkomsten wijzigden.

BONHOTE en SMALLEY onderscheiden bij de bespreking van de kleuren en patronen: grijs (grizzle) en vaal of roodwit („mealy”) I'e mealy's verdeelen ze in: dark-mealy, mealy en light-mealy. Mealy en grijs komen, volgens hen, in kleurpatroon, gekenmerkt door twee banden, overeen. Mealy verschilt van grijs, doordat de witte kleur voor een grooter of kleiner gedeelte door rood is vervangen, waardoor een mealy kan vertoonen: blauw en rood, of blauw, rood en wit. De afbeelding, welke zij van deze mealy's geven, vertoont de „dark-mealy” en de „mealy”, welke merkwaardige gelijkenis vertoonen met het vaal van de roode A-reeks (dus AAcc of Aacc), welke verkregen kunnen worden uit de paring van roodkras (AACc) met blauw (BBcc). Bij dit vaal vermeldde ik reeds het voorkomen van 2 typen, een donkerder type, waarbij staart en vleugelslagpennen een blauwachtigen tint vertoonden en een lichter type, waarbij hoofd en hals het voorkomen hadden, alsof ze met meel bestrooid waren en waarbij de vleugelslagpennen en de staart de z.g. „washed out appearance” vertoonden. De „dark-mealy” nu lijkt zeer nauwkeurig de donkervale en de „mealy” de lichtvale.

De „light-mealy” staat weer in dezelfde verhouding tot de roodgrijze als de grizzle tot de grijze, nl. dat het algemeen voorkomen donkerder van kleur is.

COLE en KELLEY vermelden, dat zij een aantal sex-linked grijzen verkregen, welker kleur over zwart domineerde en waaraan waarschijnlijk de A-factor ten grondslag lag. Zij zijn de meening toegedaan, dat een A-vogel of rood, of grijs is, wat zou afhangen van de werking van één of meer onbekende factoren, welke de werking van A zouden wijzigden; dat echter niettemin de mogelijkheid, dat de grijsvormende

A-factor een derde allelomorph van A-a is, dient te worden overwogen. Een rood-grijze wordt door hen beschreven als vrijwel algemeen grijs, donkerder aan hoofd, hals en borst door de aanwezigheid van zeer kleine roodachtige vlekjes in de veeren; vleugeldekeveeren bleek, neutraal grijs, en met onvolledige rood-meelachtige vleugelbanden. Zwarte vlekken over het lichaam verspreid aanwezig.

BONHOTE en SMALLEY nemen voor een grijze duif een combinatie van drie factoren aan: één factor voor wit, één voor grijs en één voor blauw. Daar volgens hen, de factor voor wit steeds gekoppeld is met die voor grijs, zal de genotypische formule voor een grijze vogel zijn: BBcc (of cd) GG (of Gg), waarin B voorstelt de zwarte pigmentfactor, c en d concentratie- en verdunningsfactor (de combinatie dd zal dan een vogel geven, bekend als zilvergrijs) en G en g de aanwezigheid of afwezigheid van grijs. Uit een kruising van twee grijzen kunnen we dus krijgen: 1. alleen grijzen (indien één of beide ouders homozygoot voor G zijn), 2. blauwen en grijzen, indien beide ouders heterozygoot zijn voor dezen factor. Ook kunnen er zilveren ontstaan, indien beide ouders van de formule cd zijn. Hun grijzen gaven steeds dieren van het gebande (cc) type.

Uit 52 paringen van grijs (heterozygoot voor G) verkrijgen zij 220 nakomelingen, waarvan 100 grijzen en 120 blauwen. (Verwacht 110 : 110).

De tabel, die de resultaten van hun proeven vermeldt, vertoont verschillende malen een onzekerheid, aangaande de genotypische formules der ouderdieren, waarvoor zij GG of Gg aangeven, waardoor dus de verklaring der uitkomsten eenigszins onzeker zal zijn.

De paring van 2 heterozygote grijzen (Gg) gaf 15 nakomelingen, waarvan 10 grijs en 5 blauw (Verwacht werd 11.25 : 3.75).

Uit hun paringen van grijzen met krassen meenen zij een dominantie van grijs over kras te kunnen opmaken. Ze vermelden echter, dat de heterozygoten hier gemakkelijk herkend kunnen worden. Deze recessieve krassen gaven, vrijwel in overeenstemming met de verwachting, onder 18 nakomelingen, 14 krassen en 4 blauwen (verwacht 13, 50 : 4.50) waaruit volgt, dat door de grijzen de factor c, welke de gebanden vormt, is ingevoerd.

Uit grijzen (Gg)  $\times$  grijzen (Gg) ontstonden steeds grijzen en blauwen, en nooit krassen; hieruit valt af te leiden, dat wat patroon-onttekening aangaat, hun grijze een gebande vogel is (cc).

Wat betreft de erfelijkheid van grijs, komen BONHOTE en SMALLEY, aan het eind van hun beschouwingen tot de volgende resultaten:

1. Grijs (G) is dominant over afwezigheid van grijs. (g).
2. Grijs is dominant over krassing.
3. Als de factoren voor wit en grijs te samen voorkomen, blijken ze gekoppeld te zijn.

#### *a. Grijsen*

De grijsen, waarover ik de beschikking had voor mijn proeven, zijn afkomstig van den Heer BOM, Arts te Axel en bij de duivenfokkers bekend als „de Mahy stam”.

Deze grijsen zijn door hem gefokt uit bijna geheel witte duiven, waarvan alleen de slagpennen en soms de staart donkergrijs gekleurd waren. Op de vleugelschilden, die bijna zuiver wit waren, was geen krassing of vorming van vleugelbanden waar te nemen, zoodat zij wat veerteekening aan gingen, zeer veel overeenkomst hadden met die van de roeivaar. Dit kleurpatroon komt dus overeen met blauw zonder banden, „de barless”, welke door SARAH VAN HOOSSEN-JONES beschreven wordt.

Alle andere kleurpatronen, welke we bij de zwarte (B)-reeks aangetroffen hebben, kunnen ook bij de grijsen voorkomen. We kunnen dus ook hier onderscheiden: grijs zonder vleugelbanden, grijsband, lichtgekrast grijs, donkergekrast grijs, zwartkrasgrijs, en zwartgrijs. Grijsgehamerd heb ik niet waargenomen.

In tegenstelling met BONHOTE en SMALLEY onderscheid ik dus niet één type van grijs, dat met de vleugelbanden, maar een reeks van grijsen, welke slechts verschillen van de niet-grijsen door één factor, G.

Wanneer we, afgezien van deze kleurpatronen, de dieren van de zwarte (B) reeks beschouwen, en wel de verhouding van grijsen tot niet-grijsen, komen we tot de conclusie, dat grijs dominant is over niet-grijs.

Verschillende gegevens over de erfelijkheid van grijs en niet-grijs zijn mij door den Heer BOM verstrekt, en met mijn eigen uitkomsten tot één geheel verwerkt.

Indien we een factor G, voor aanwezigheid van grijs, aannemen, dan kan een homozygote grijze voorgesteld worden door GG en een heterozygote door Gg, terwijl gg de genotypische formule van een niet-grijze aangeeft.

*De factor G bij de zwarte (B) reeks.*

Een grijze ♂, voortgekomen uit grijze ouders, werd gepaard met:

een blauwe	♀ en gaf	6	grijze nakomelingen.
„ blauwkras	♀ „ „	7	„ „
„ zwartkras	♀ „ „	3	„ „
„ grijze	♀ „ „	2	„ „

Te samen 18 grijze nakomelingen.

We kunnen dus vrij zeker aannemen, dat deze duif homozygoot voor grijs was en dus als genotypische formule GG had.

Wanneer we heterozygote grijzen (Gg), welke waren voortgekomen uit een grijze (GG of Gg) en een niet-grijze (gg), paren met niet-grijzen (gg), dan zal men onder de nakomelingen grijzen en niet-grijzen in de verhouding 1 : 1 kunnen verwachten. Uit 37 van zulke paringen kwamen 145 nakomelingen, waarvan 77 grijs en 68 niet-grijs waren (Verwacht 72.5 : 72.5).

Vier paringen van Gg-grijzen onderling gaven 14 jongen. Hiervan waren 11 grijzen en 3 niet-grijzen (Verwacht 10.5 : 3.5).

Enkele onderlinge paringen van niet-grijzen, voortgekomen uit grijzen, dus gg, gaven steeds niet-grijzen (gg).

BONHOTE en SMALLEY verkregen uit 52 paringen van grijs (Gg) × niet-grijs (gg) 220 nakomelingen, waarvan 100 grijs en 120 niet-grijs waren (verwacht 110 : 110), en uit de paring van 2 heterozygote grijzen (Gg), 10 grijzen en 5 niet-grijzen (verwacht 12.5 : 3.75). Zij meenen hieruit te kunnen concluderen, dat, hoewel de getallen zeer dicht bij de verwachtingen zijn, er een weliswaar geringe, maar onmiskenbare neiging bestaat tot overproductie van niet-grijzen, welke in hun proeven uitsluitend blauwen waren.

Hun verdere resultaten van proeven met grijzen, komen goed overeen met de verwachtingen.

Homozygote grijzen (GG) gekruist met grijzen of niet-grijzen, waar dus alleen grijzen verwacht werden, gaven in totaal 39 jongen, allen grijs.

Heterozygote grijzen (Gg), onderling gepaard, waaruit dus een 3 : 1 verhouding verwacht werd, gaven 32 grijzen en 11 niet-grijzen.

Heterozygote grijzen (Gg) × niet-grijzen (gg), waar de verwachting was 1 : 1, gaven 9 grijzen en 9 niet-grijzen. Uit paringen van de hieruit

verkregen niet-grijzen (gg) kwamen alleen (18) niet-grijzen, in overeenstemming met de theorie.

Uit deze resultaten blijkt dus, dat de grijzen van de niet-grijzen verschillen door één enkele factor (G), dat deze eigenschap domineert over zijn afwezigheid en zich in zijn erfelijkheid als een eenvoudige Mendelsche factor gedraagt. Aan de door BONHOTE en SMALLEY vermelde overproductie van niet-grijzen, behoeven wij daarbij niet veel gewicht te hechten, aangezien de waargenomen afwijkingen van de ideale verhouding binnen de toelaatbare vallen en in 't ongunstigste geval slechts  $1.3\sigma$  bedraagt.

*Beschrijving van de verschillende kleurpatronen in de grijze B-reeks.*

### Grijs zonder banden

In het geheel verkreeg ik bij mijn eigen proeven slechts éénmaal uit de paring van 2 heterozygote grijzen (Gg), welke beiden gekrast waren, een grijze zonder banden. Ongelukkig stierf dit jong, toen het 4 weken oud was. Het vertoonde precies het kleurpatroon, dat ik reeds eerder voor deze grijzen zonder banden aangegeven heb. Indien we als patroonfactor voor de blauwen zonder banden ba aannemen, zooals SARAH VAN HOOSEN-JONES dit voor deze typen voorstelt, dan zal, afgezien van de kleurfactoren, de genotypische formule voor deze grijzen zonder banden zijn: Ggbaba of GGbaba.

De grijze zonder banden van fig. 25 was afkomstig uit de paring van een gebande grijze en een lichtgrijskras. De vleugeldekveeren waren nagenoeg zuiver wit. De staart was witgrijs, alleen was de donkerder getinte dwarsband aanwezig, hetgeen op de foto niet goed tot zijn recht komt. Zeer waarschijnlijk was deze grijze zonder banden homozygoot voor grijs (GG).

Bij de voorouders kwamen, zoowel aan vaders- als moederszijde, grijzen zonder banden voor.

## DE GRIJZE B-REEKS.

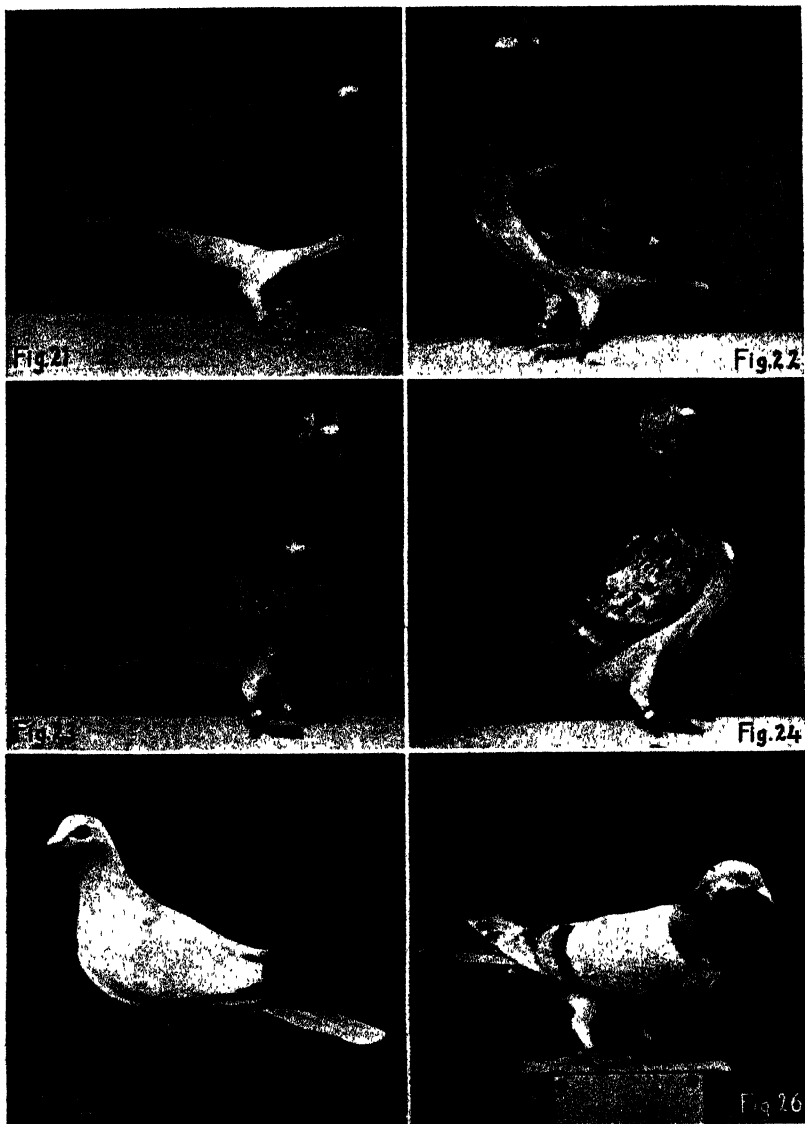
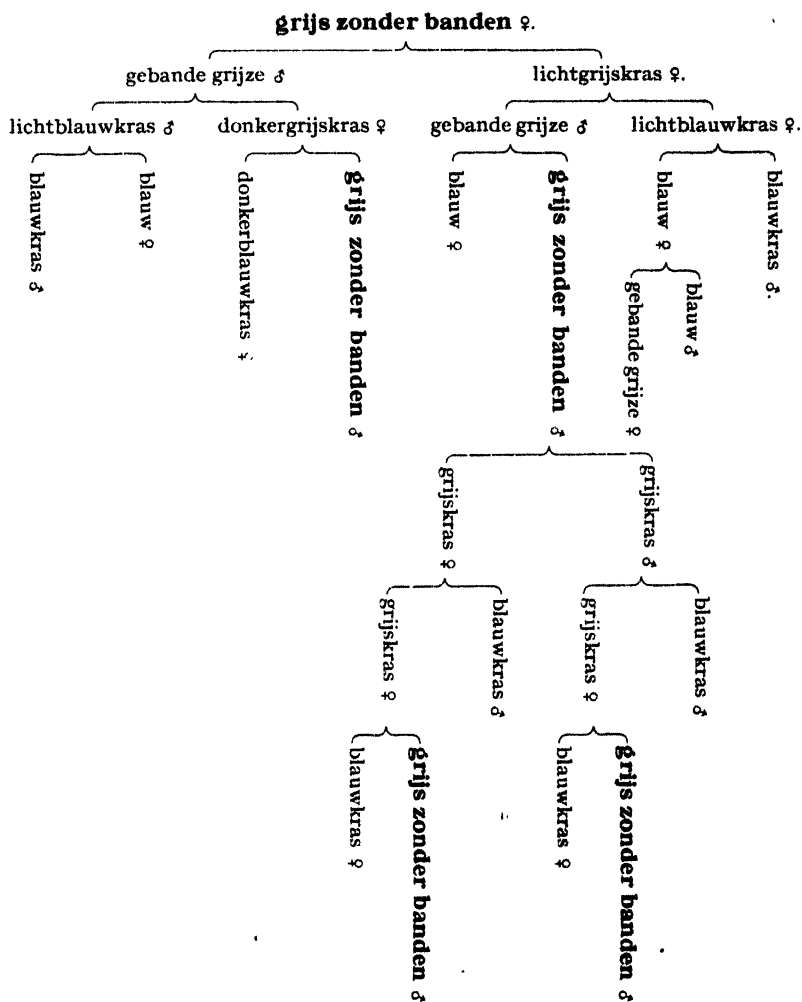


Fig. 21. Zwartkrasgrijze ♀ (factoren G en T). Fig. 22. Zwartkrasgrijze ♂ (factoren G en T). Fig. 23. Donkergrijskras ♂ (factoren G en Cd.). Fig. 24. Lichtgrijskras ♀ (factoren G en Cl): Fig. 25. Grijze zonder banden ♀ (factoren G en ba). Fig. 26. Gebande grijze ♂ (factoren G en c).

Schematisch is de afstamming van deze duif als volgt:



### Grijs-gebanden

Deze worden door den fokker zeer dikwijls lichtgrijs genoemd. Het kleurpatroon van deze grijsen komt overeen met dat der blauwen, met dat der valen en met dat der door BONHOTE en SMALLEY afgebeelde grijsen. Het algemeen voorkomen is echter veel witter van tint. Zij beantwoorden meestal aan de volgende beschrijving: hoofd met bovenste

gedeelte van den hals witgrijs van kleur, onderste gedeelte van den hals tot aan de borst donkergrijs; borst en rug lichtgrijs, lichter dan het onderhals- en borstgedeelte, echter donkerder dan hoofd en bovenste deel van den hals. De vleugelslagpennen zijn donkergrijs; het vleugelschild witgrijs, waarop de 2 donkere vleugeldwarsbanden duidelijk zijn afgeteekend. De staart is grijs met aan het eind de zwarte dwarsband.

Een grijskras ♂, dezelfde welke in de hierboven beschreven proef een grijze zonder banden gaf, werd gepaard met een blauwe ♀.

Van de 3 nakomelingen was één grijskras, één grijsgeband en één blauw.

Theoretisch zal men uit een grijskras, (welke voortkomt uit een grijskras  $\times$  blauw of blauwkras  $\times$  grijsgeband) van de formule Gg Cc, gepaard met een blauwe (ggcc) kunnen verkrijgen: grijskrassen, grijsgebanden, blauwkrassen en blauwen, in gelijk aantal. Uit 3 paringen van dit type verkreeg ik 8 jongen, nl. 3 blauwkras, 1 blauwband, 2 grijskrassen en 2 grijsgebanden. Hoewel deze getallen natuurlijk te klein zijn om er groote beteekenis aan te hechten, wijzen ze toch op een onafhankelijke erfelijkheid van de patroonfactoren en den factor voor grijs. Geen andere typen, dan die verwacht werden, verschenen.

De kruising van grijsgeband (Ggcc) en blauw (ggcc) gaf in 5 proeven 28 jongen, waarvan 13 grijsgeband en 15 blauw waren. Krassen verschenen niet. (Verwacht 14 : 14).

Deze laatste proeven zijn dan te vergelijken met die van BONHOTE en SMALLEY, waar zij hun grijzen paarden met blauwen en slechts grijzen en blauwen verkregen in de verhouding 100 : 120.

In verband met het meegedeelde, zal de genotypische formule voor een grijsgebande zijn: Ggcc of GGcc.

### De grijskrassen

Wanneer de factor voor grijs te samenkomt met den krassingsfactor, hetzij Cd of Cl, ontstaan de grijskrassen. Evenals bij blauwkrassen kunnen deze donker- of lichtgekrast zijn, al naarmate we te doen hebben met den factor Cd, welke het „central shaft” type geeft, of met den factor Cl, welke het „inner vane” type bepaalt. Als we de grijskrassen met de grijsgebanden vergelijken, dan zien we, dat, naarmate de kras-sing toeneemt, de wittere kleur aan hoofd en hals minder wordt. In het



algemeen beperkt zich hier de lichtgrijze kleur alleen tot een kleiner of grooter gedeelte van het hoofd. Ook borst, onderzijde van het lichaam en de rug worden donkerder grijs van tint.

Uit kruising van grijsgeband en blauwkras kunnen de grijskrassen ontstaan. Grijsgeband (GGcc)  $\times$  blauwkras (ggCC) zal uitsluitend grijskrassen geven.

BONHOTE en SMALLEY concludeeren, dat de grijze kleur dominant is over kras, ofschoon zij aangeven, dat de heterozygoten bijna altijd gemakkelijk herkend kunnen worden.

Van een dominantie van grijs over het krassingspatroon heb ik niets kunnen bemerken. Alle grijskrassen vertoonden een even duidelijk verschil met de grijsgebanden, als de blauwkrassen met de blauwen en de roodkrassen met de valen.

### De zwartkras-grijzen

Ten einde de verhouding van den factor G, voor grijs, tot den factor T, voor zwartkras (Black-bluetail) te bepalen, werd een zwartkras ♂ (die voortgekomen was uit twee zwartkrassen) gepaard met een heterozygote grijskras ♀. Deze ♂ gaf met blauwkras ♀♀ uitsluitend zwartkras, met roodkras ♀♀ uitsluitend roode jongen, tezamen 9, zoodat met eenige waarschijnlijkheid mag worden aangenomen, dat deze ♂ homozygoot was voor den zwartkras-factor T.

Het eerste broedsel van dezen zwartkras ♂, met de heterozygote grijskras ♀, gaf slechts één jong (fig. 21). Dit was op den dekvleugel volkomen zwartkras van aanzien, hoewel bij nader onderzoek der veeren bleek, dat er tusschen het zwart ook enkele witgekleurde baardjes aanwezig waren. Meer in het midden der slagpennen en dekveeren, waar bij een zwartkras de diepte der zwarte kleur altijd minder intens is, was de hoeveelheid witte baardjes grooter en was de witgrijze kleur weer te onderkennen. Met opgevouwen vleugels maakte het dier den indruk, alsof twee witte vleugelbanden aanwezig waren. De kleur van hals en borst was donker, terwijl de tint op het hoofd, rond de oogen, lichter was, en er enkele witachtig-grijze veertjes aanwezig waren. Het onderste deel van de borst en het ventrale gedeelte van het lichaam waren lichtgrijs van kleur. De staart was donkergrijs met zwarten eindband. Na den rui werden de slagpennen en de grootere vleugeldekveeren donkerder van voorkomen en verminderde het wit, zoodat

de twee lichter gekleurde vleugelbanden bijna niet meer opvielen, indien de vleugel opgevouwen was.

Het 2e broedsel gaf twee grijze jongen van een geheel ander voorkomen (fig. 22). De onderkant van het lichaam benevens hals- en staartveeren waren van dezelfde kleur als bij het eerst beschreven jong, misschien iets donkerder. De vleugeldekveeren waren egaal donkergrijs, met, boven op het lichaam, enkele meer lichtgrijze gedeelten. Geen witte banden vielen in het jeugdkleed in het oog, geen krassing werd aangetroffen en de zwarte vleugelbanden waren niet aanwezig. Het geheel maakte meer den indruk van een dooreenmengeling van het zwart en het wit, over de geheele veer doorgevoerd, waardoor de donkergrijze kleur ontstond. Met uitzondering van de zwarte vleugelbanden geleken de dieren, in algemeen aspect, in donkerder tint, veel op den door BONHOTE en SMALLEY afgebeelden grijze.

Een andere zwartkras ♂, ontstaan uit rood  $\times$  blauw, (dus ggTc) gaf met dezelfde grijskras ♀ (welke voortkwam uit grijskras  $\times$  blauw en dus GgCc was) één zwartkrasgrijze, geheel overeenkomend met de eerste beschreven zwartkrasgrijze, twee grijskrassen en één blauwe.

De genotypische formule van een zwartkrasgrijze zal dus zijn GGTT of GgTT, GGTX of GgTX, waarin X kan worden vervangen door een der factoren Cd, Cl, Gh of c.

### Z w a r t g r i j z e n

Hoewel dit type bestaat, komt het in mijn materiaal niet voor. Een duivenfokker vertoonde mij eens een op het eerste gezicht zuiver zwartgekleurde duif, welke alleen aan het hoofd, rond de oogen, eenige grijs gekleurde veertjes bezat. Bij nauwkeuriger onderzoek bleken er ook enkele witgekleurde baardjes in de veeren aanwezig te zijn; met blauw of blauwkras gepaard, gaf deze steeds enkele grijskrassen of grijsgebanden onder zijn nakomelingen. Vermoedelijk is de genotypische formule van dezen zwartgrijze GgSsCc geweest.

Andere combinaties van factoren, welke vermoedelijk eveneens een zwartgrijze zullen vormen, zijn: GGSSXX, GGSsXX, GgSSXX of GgSsXX, waarin X is te vervangen door T, Cd, Cl, Gh, of c.

We zien dus bij de grijzen dezelfde reeks van kleurpatronen optreden, welke bij de B-zwarten en A-rooden aanwezig was.

Wat betreft blauwgehamerd (Gh) moet ik meedeelen, dat blauwgehamerde grijzen door mij niet zijn waargenomen; de mogelijkheid dat zij bestaanbaar zijn, is natuurlijk niet uitgesloten. Waarschijnlijk zullen zij, in verband met de zwakke teekening der vlekken in de grijze kleur, lastig van de gebande grijzen te onderscheiden zijn, en het is daarom niet onmogelijk, dat hiervoor geldt, wat BONHOTE en SMALLEY voor hun grijskrassen vonden.

Uit de uitkomsten van de paringen van grijs met vertegenwoordigers der zwarte (B)-reeks, kunnen we de conclusie trekken, dat er geen bepaald type van grijs is, dat domineert over al de bestaande kleurpatronen, maar dat we te doen hebben met een kenmerk, dat door één enkele Mendelsche factor (G) wordt bepaald en onafhankelijk van alle voor de zwarte (B) reeks besproken factoren wordt overgedragen.

b. *De roodwitten of roodgrijzen (roodoorievaar)*

BONHOTE en SMALLEY beschrijven een mealy als een roodgrijze duif, welke blauw vertoont. Zooals reeds is meegedeeld, beschouwen zij een grijze als te zijn ontstaan door de samenwerking van 3 factoren, nl. die voor blauw, wit en grijs (B, W en G). Zij zijn van meening, dat de factoren G en W gekoppeld zijn en ter vereenvoudiging hebben ze deze beide als één enkele eigenschap (G) aangeduid. Bij hun onderzoek aangaande de mealy's bespreken zij de vraag, of de factor voor rood als een kleurfactor is te beschouwen, die blauw aanvult, als een aanvulling van den factor voor wit, of als een afzonderlijk werkzame factor. Ze komen tot de conclusie, dat rood een aanvullende factor van dien voor wit is. Een donker-mealy verschilt dan van een donker-grijze, doordat de witte gedeelten van de laatste vervangen zijn door rood en de vleugels en de staart in plaats van zwart, wit zijn. Uit de afbeeldingen hunner grijzen blijkt duidelijk, dat de vleugelbanden het zwartst van kleur zijn en dus zullen daar de gekleurde veerbaardjes ongetwijfeld veel grooter in aantal zijn dan de witte baardjes. Bij de mealy's zijn de vleugelbanden bijna zuiver rood en vertoonen, zoover de afbeelding toelaat te oordeelen, geen spoor van zwart. Indien hier het wit door rood vervangen was, zouden de banden zeer zeker nog overwegend zwart moeten zijn. De blauwachtige tint, welke zij in de mealy's meenen aan te treffen, komt eveneens voor bij roodkrassen en valen, bij

welke de blauwachtige tint verspreid is over onderlichaam, staart en vleugelpennen. Soms kan men onder de voorouders van zulke valen of roodkrassen, ook al is de afstamming door vele generaties heen bekend, geen enkele grijze aantreffen. Reeds vroeger deelde ik mede, dat deze valen en roodkrassen, van de lichtere valen en roodkrassen (welke de door COLE aangeduide „washed out appearance” van vleugelpennen en staart vertoonen) waarschijnlijk in dezelfde eigenschap verschillen, die de vetblauwen en de lichtblauwen onderscheidt. Daardoor meen ik, dat het niet onmogelijk is, dat verschillende door BONHOTE en SMALLEY als „mealy” aangeduide dieren, in werkelijkheid valen zijn, die den factor A (voor roode kleur) en c (voor gebandheid) bezitten, en dus genotypisch door de formule AAggsscc of, indien heterozygoot, Aaggsscc voorgesteld kunnen worden en die dus niet den factor G bezitten.

Het verschil tusschen de dark-mealy en mealy van BONHOTE en SMALLEY en mijn roodgrijzen, daarentegen de overeenkomst hunner dieren met mijn valen, is zoo opvallend, dat ik meen te mogen aannemen, dat de door hen aangeduide dark-mealy en mealy gelijk te stellen zijn met wat ik als donkervalen en lichtvalen heb beschreven.

Hun light-mealy en de door mij verkregen roodgrijzen verschillen, doordat het voorkomen van de light-mealy donkerder is dan van de roodgrijzen, evenals dit het geval was met de „grizzle” en de grijze.

COLE en KELLEY (1919) zijn van meening, dat de mealy's van BONHOTE en SMALLEY ongetwijfeld den A-factor dragen, en dat de dieren door hen aangeduid als „grizzle” waarschijnlijk gewijzigde a-typen zijn.

BONHOTE en SMALLEY trekken uit hun proeven de conclusie, dat rood domineert over wit, en, in overeenstemming daarmee, „mealy” over „grizzle”. Op grond van hun aanname, dat W en G gekoppeld zijn, kunnen wij eenvoudigheidshalve beide te zamen door W voorstellen. Wanneer wij dus  $W$  = factor voor grijs,  $R$  = factor voor rood stellen, dan is  $Ww$  = grijs,  $Rw$  = „dark-mealy”,  $RW$  = mealy. In hun tabel vinden wij de volgende resultaten van kruising dezer typen.

Dark-mealy ( $Rw$ )  $\times$  grijs ( $Ww$ ) geeft 18 mealy, 10 grijs, 9 blauw (theoretische verhouding 2 : 1 : 1).

Mealy ( $RW$ )  $\times$  grijs ( $Ww$ ) geeft 11 mealy, 8 grijs, 0 blauw (theoretische verhouding 2 : 2 : 0).

Uit één paring van grijs (Ww) met mealy (RW) verkregen zij echter 7 mealy, 2 grijs, 1 blauw, terwijl de verhouding 2 : 2 : 0 verwacht werd.

Hun eindconclusies betreffende de verhouding van grijs en rood zijn:

1. Mealy komt overeen met grijs, waarbij het wit geheel of ten deele door rood vervangen is.

2. Het rood van een mealy domineert over het wit van een grijze, en dientengevolge is mealy dominant t.o.v. grijs.

3. De factor voor rood is gekoppeld met dien voor grijs, op gelijke wijze, als die voor wit en die voor grijs.

Ook COLE komt na bespreking van den A-factor tot de conclusie, dat er 2 categorieën van A-rood zijn, nl. dominant rood en dominant grijsrood.

#### *Eigen resultaten met rood (A) en grijs*

Wanneer we een grijze van de formule Ggaa, welke den factor A mist, maar den B-factor bezit, paren met een roode van de formule ggAa, zullen we kunnen verkrijgen:

1. GgAa, welke roodgrijs is
2. GgAa, „ grijs is
3. ggAa, „ A-rood is (rood, roodkras of vaal)
4. ggaa, „ B-zwart is (dus zwart, zwartkras, blauwkras, blauw-gehamerd of blauw).

Wanneer we voorloopig de kleurpatronen buiten beschouwing laten, verkreeg ik uit 7 paringen van heterozygote grijzen (Ggaa) × heterozygote A-rooden (ggAa) in totaal 24 jongen, nl:

9 roodgrijs, 4 grijs, 7 A-rooden en 4 B-zwarten. (Verwacht:

6 „ | 6 „ | 6 „ | „ 6 | „ |

We zien hier dus een te veel aan A-rooden + roodgrijzen (16) tegenover B-zwarten + grijzen (8) (Verwacht 12 : 12) en vooral een te veel aan roodgrijzen. Waar hier echter de getallen klein zijn, en er 5 paringen waren, waarvan slechts één of twee nakomelingen verkregen werden, mogen we veilig aannemen, dat bij een grooter aantal jongen, de resultaten dichter bij de verwachtingen geweest zouden zijn.

De onderstaande tabel geeft het juiste aantal der uit elke paring verschenen typen weer:

Kleur en formule der ouders				rood- grijs	grijs	A- rooden	B- zwarten	Totaal
1	Grijs (Ggaa)	×	A-rood (ggAa)	3	3	4	2	12
2	id.	×	id.	2	1	—	1	4
3	id.	×	id.	—	—	—	1	1
4	id.	×	id.	1	—	1	—	2
5	id.	×	id.	—	—	1	—	1
6	id.	×	id.	1	—	1	—	2
7	id.	×	id.	2	—	—	—	2
7 paringen				9	4	7	4	24

Nemen we de 2 eerste proeven te samen, in welke minstens 4 jongen werden verkregen, dan zien we als resultaat: 5 roodgrijs, 4 grijs: 4 A-rood en 3 B-zwart; waar verwacht werd: 4 roodgrijs, 4 grijs, 4 rood en 4 B-zwart, is dit een resultaat, dat de verwachting zeer nabij komt.

Bij een roodgrijze treedt de witte ondergrondkleur duidelijk naar voren. De staart, slagpennen, onder- en bovenzij van het lichaam bestaan uit veeren, die nagenoeg zuiver wit zijn. In de veeren komen, in gering aantal verspreid, enkele roodgekleurde baardjes voor.

De hals bestaat voor een deel uit roode en witte veeren, terwijl hoofd en bovenhals doorgaans het witst van kleur zijn. Het aantal gekleurde veeren in hals en vleugelschild is bij de roodgrijzen verschillend, wat verband houdt met het aanwezige kleurpatroon.

### *De roodgrijzen zonder banden*

Deze soort, welke waarschijnlijk geheel wit zal zijn, met misschien aan den hals enkele gekleurde veeren, is door mij niet gefokt.

Theoretisch zullen ze kunnen ontstaan uit vaal × grijs zonder banden, dus ggAAcc × GGAababa; de F<sub>1</sub> hiervan zal zijn GgAacba, dus roodgrijsband.

Deze F<sub>1</sub>-dieren, onderling gepaard, zullen een F<sub>2</sub> geven, bestaande uit:

27 roodgrijsband, 9 r o o d g r i j s z o n d e r b a n d e n.

9 grijsgeband, 3 grijs zonder banden.

9 vaal, 3 vaal zonder banden.

3 blauw, 1 blauw zonder banden.



De genotypische formule van roodgrijs zonder banden zal zijn AA (of Aa) GG (of Gg) baba.

### *Roodgrijsband*

Hier is het vleugelschild bijna wit, met soms een paar veertjes, die iets donkerder van kleur zijn. Duidelijk zijn 2 roodgrijze dwarsbanden op het vleugelschild aanwezig.

Fig. 26a, Roodgrijs ♂ (factoren A, G en T) Uit de kruising grijsband (GGaacc) × vaal (ggAAcc), zal de F<sub>1</sub> altijd roodgrijsband zijn (GgAacc).



Fig. 27. Roodgrijskras ♀ (factoren A, G en C) met onduidelijke krassing op den vleugel

Fig. 28. Roodgrijsband ♀ (factoren A, G en C).

Uit een grijskras ♂ (GgaaCc) gepaard met een roodkras ♀ (ggAaCc) verkreeg ik 4 jongen, nml. 1 roodgrijskras, 1 grijskras, 1 blauwkras en 1 roodgrijsband. Beide roodgrijzen waren ♂♂, de grijskras en de blauwkras ♀♀.

De roodgrijskras werd gepaard met een vale en gaf 2 nakomelingen, één roodgrijskras en één roodgrijsband.

Het aantal factoren, dat bij deze paringen in het spel is, is te groot, en het aantal verkregen dieren te klein, om eenige waarde te bezitten voor een theoretische beschouwing. Slechts in zooverre zijn ze van belang, dat uitsluitend typen, die verwacht konden worden, werden verkregen.

### *Roodgrijskras*

Deze zijn steeds te onderscheiden van de roodgrijsbanden, hoewel een krassing, zooals we die gezien hebben bij de A-rooden en B-zwarten, hier niet aanwezig is. Over den dekveugel verspreid komen roodgrijs gekleurde plaatsen in de dekveertjes voor. Hier is dus een zekere overeenkomst met hetgeen BONHOTE en SMALLEY vonden bij hun proeven met „grizzle” en blauwkras, en waaruit zij de conclusie trokken, dat grijs over kras domineert, hoewel zij aangeven, dat de heterozygote grijskrassen toch steeds goed van de grijzen te onderscheiden zijn. Paring van een vale ♀ met donkergrijskras ♂ (dus ggAacc ♀ × GGaaCC♂) gaf 2 roodgrijskras ♂♂. Bij de roodgrijsbanden deelde ik mee, dat uit grijskras ♂ × roodkras ♀, eveneens een roodgrijskras ontstond. Een dezer ♂♂ (van de eerste paring) werd gepaard met een vale ♀ en gaf een roodgrijskras ♀ en een roodkras ♂.

De krassing, hoewel niet zoo duidelijk als bij A-rooden en B-zwarten, was toch te onderscheiden. Onderscheid tusschen donkerkrassen (Cd) en lichtkrassen (Cl) heb ik niet kunnen opmerken, of het moest zijn, dat er bij de eersten meer rood in de dekveeren aanwezig was.

Voorts, is het niet onmogelijk, dat het optreden van enkele donkerder gekleurde veertjes in het vleugeldeks van roodgrijsgebanden op de aanwezigheid van den factor voor gehamerd wijst. Nadere onderzoekingen hieromtrent zijn echter door mij nog niet verricht.



*Roodgrijs*

Hier zijn bedoeld roodgrijzen, welke den T factor bezitten.

Een roode ♂ (ggAaTC) werd gepaard met een grijskras ♀ (Ggaa CC). Een der 3 jongen was roodgrijs (GgAaTC), een 2e grijskras, een 3e blauwkras.

Staart, onder- en bovenlichaam, en slagpennen van dezen roodgrijze (T-type) waren gelijk aan die der boven beschreven roodgrijzen. Hoofd en hals bevatten meer roodgekleurde veeren, terwijl het geheele vleugelschild egaal roodgrijs van kleur was. Banden of krassing waren niet waar te nemen.

Over typen van de formule SsGGAaXX kan ik geen mededeelingen doen, aangezien deze onder mijn materiaal niet voorkomen. Het ligt echter voor de hand, dat deze van een veel donkerder voorkomen zijn dan de roodgrijze T-typen.

Wat het sex-linked zijn van den A-factor aangaat, kan ik mededeelen, dat deze door den factor G (voor grijs) niet wordt gewijzigd.

Uit de kruising van een grijsgekleurde ♂ (Ggaa) met een roodgekleurde ♀ (ggAa) ontstonden steeds rood- of roodgrijsgekleurde ♂♂ (factor A), en zwarte of grijze ♀♀ (factor B).

Ggaa ♂ × ggAa ♀	rood (gA)		roodgr. (GA)		zwart (ga)		grijs (Ga)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Grijs ♂ × rood ♀	—	—	2	—	—	1	—	1
id. × id.	1	—	1	—	—	—	—	—
id. × id.	1	—	—	—	—	—	—	—
id. × id.	1	—	1	—	—	—	—	—
id. × id.	—	—	1	—	—	—	—	—
Totaal	3	—	5	—	—	1	—	1

In bovenstaande tabel zien we uit grijze ♂ (Ggaa) × roode ♀ (ggAa) verschijnen:

3 roode ♂♂, 5 roodgrijze ♂♂, 1 B-zwart ♀ en 1 grijs ♀. Verwacht 2,5 roode ♂♂, 2,5 roodgrijze ♂♂, 2.5 B-zwart ♀♀ en 2.5 grijs ♀♀.

Alle roodgekleurden waren dus ♂♂, alle zonder rood pigment echter

ggAa ♂ × Ggaa ♀	rood (gA)		roodgr. (GA)		zwart (ga)		grijs (Ga)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
A-Rood ♂ × grijs ♀	—	—	—	—	—	1	1	—
id. × id.	1	—	1	—	—	—	—	—
id. × id.	2	2	3	—	1	1	2	1
Totaal	3	2	4	0	1	2	3	1

In deze tabel, werd een gelijk aantal roode ♂♂ en ♀♀, roodgrijze ♂♂ en ♀♀, zwarte ♂♂ en ♀♀, en grijze ♂♂ en ♀♀ verwacht. Alle verwachte typen verschenen, behalve roodgrijze ♀♀. Bij een grooter aantal nakomelingen zouden deze zeer zeker eveneens te voorschijn zijn gekomen.

Een paring van roode ♂ (Aagg) met een grijze ♀ (aaGG) gaf 2 nakomelingen, beide roodgrijze ♂♂.

AaGg ♂ × Aagg ♀	rood (gA)		roodgr. (GA)		zwart (ga)		grijs (Ga)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Roodgrijs ♂ × rood ♀	—	1	—	2	—	—	—	—
id. × id.	1	—	—	—	—	1	—	1
Totaal	1	1	—	2	—	1	—	1

Uit de hierboven aangegeven paringen zouden worden verwacht: roode ♂♂ en ♀♀, roodgrijze ♂♂ en ♀♀ en zwarte en grijze ♀♀. Alle verwachte typen verschenen uitgezonderd roodgrijze ♂♂. Van belang is echter, dat de B-zwarte en de grijze, die ontstonden, beide ♀♀ waren.

AaGg ♂ × aagg ♀	rood (gA)		roodgr. (GA)		zwart (ga)		grijs (Ga)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Roodgrijs ♂ × B-zwart ♀	—	—	—	1	—	1	—	—
id. × id.	—	—	2	—	2	—	1	1
Totaal	0	0	2	1	2	1	1	1

Uit de paring van een roodgrijze ♂ met een zwarte ♀ kwamen dus geen roode ♂♂ of ♀♀. Alle andere verwachte typen verschenen.

Hoewel al deze getallen zeer klein zijn, toonen ze toch duidelijk aan, dat het sex-linked zijn van den factor A, voor rood, door den factor G, voor grijs, niet wordt beïnvloed.

De factor G is niet aan het geslacht gebonden.

Uit grijs ♂ (GG) × niet-grijs ♀ kwamen, tezamen in 4 proeven, 18 jongen, nl. 9 grijze ♂♂ en 9 grijze ♀♀.

Meerdere paringen van heterozygote grijze ♂♂ (Gg) met niet-grijze ♀♀ (gg) gaven in totaal:

24 niet-grijze ♂♂; 32 niet-grijze ♀♀; 36 grijze ♂♂; 23 grijze ♀♀. Verwacht: 29 niet-grijze ♂♂; 29 niet-grijze ♀♀; 29 grijze ♂♂; 29 grijze ♀♀.

Enkele proeven, waar niet-grijze (gg) ♂♂ met grijze (Gg) ♀♀ werden gepaard, leverden in het geheel op:

4 niet-grijze ♂♂; 4 niet-grijze ♀♀; 10 grijze ♂♂ en 3 grijze ♀♀. Verwacht 5.25 niet-grijze ♂♂; 5.25 niet-grijze ♀♀; 5.25 grijze ♂♂ en 5.25 grijze ♀♀.

Een grijze ♀, voortgekomen uit 2 grijze ouders, gaf gepaard met niet-grijzen, in het geheel 7 jongen, allen grijs, waarvan 2 ♂♂ en 5 ♀♀.

Hieruit blijkt dus, dat de factor G niet sex-linked is.

Uit het meegedeelde kunnen we de gevolgtrekking maken, dat we bij de grijzen en de roodgrijzen te doen hebben met één enkelen factor (G), welke dominant is over afwezigheid van dien factor (g), en welke onafhankelijk van de factoren A, voor dominant rood, B, voor zwart, en van de factoren, welke de kleurpatronen bepalen, overgedragen wordt. De factor G onderdrukt in gedeelten van veeren pigment. Zijn werking is echter verschillend. Bij de zwarte (B) reeks, zijn die gedeelten der veeren het duidelijkst van „wit” voorzien, welker pigmentatie het geringst is. Op plaatsen waar de veerteekening het scherpst is, dat zijn dus de zwarte staartband en de zwarte vleugelbanden bij de blauwen, is de aanwezigheid van den G-factor slechts te onderkennen, aan enkele witte baardjes tusschen de zwartgekleurde deelen van de veeren, terwijl bij dit type hoofd, borst, ondergedeelte van het lichaam, rug en vleugelschild, het grootste aantal kleurlooze veerbaardjes bevatten en dus het lichtst van kleur zijn.

Bij de andere leden der B-reeks vinden we eveneens de sterkste werking van den G-factor bij die gedeelten, die anders „blauw” zijn, dus waar de pigmentatie, volgens LLOYD-JONES, beperkt is tot een op-eenhooping in het centrale deel van de cel.

Wat de werking van G bij de (A) rooden aangaat, zoo zien we hier een neiging om een bijna volledig witte vogel te vormen. Die gedeelten, die de „washed out appearance” vertoonen, zooals staart en vleugelslagpennen, zijn bijna geheel wit bij alle roodgrijzen; alleen wordt hier en daar in de veeren een enkel roodgekleurd veerbaardje aangetroffen. Het vleugelschild bij de gebande roodgrijzen of vaalgrijzen is eveneens nagenoeg wit, evenals onderlichaam, borst en rug. Hals en hoofd vertoonen hier een combinatie van veeren, die meer of minder rood gekleurd kunnen zijn.

Door het vele aanwezige wit bij de roodgrijskrassen is de krassing onduidelijk geworden en roodgrijs van kleur. Het egaal roode vleugelschild van de T-rooden wordt door den G-factor roodgrijs van kleur.

Bij rood is dus het effect van den G-factor sterker dan bij zwart.

De factor voor *grijs*, is dus in werkelijkheid een factor voor *wit*, daar zijn werking bestaat in onderdrukking van melanistisch pigment. Daar deze onderdrukking niet volledig is, maar slechts gedeeltelijk plaats vindt, is dus de factor G te beschouwen als *een gedeeltelijke kleurbeletter*.

Deze kleurbeletter is dus eenigszins te vergelijken met den kleurfactor I van de witte leghorn. BATESON toonde reeds in 1902 aan, dat het wit van den witten leghorn ontstaat door een factor, die de productie van melanistisch pigment belet, een resultaat, dat door verschillende andere onderzoekers bevestigd is. Een *gedeeltelijke kleurbeletter* werd door PUNNETT aangetoond bij enkele koekoekkleurige hoenders.

Bij vergelijking van de proeven van BONHOTE en SMALLEY en die van mij, blijken er verschillende overeenkomsten te bestaan tusschen hun „grizzle” en mijn grijsgebande:

- 1°. wat aangaat de dominantie van den factor
- 2°. wat betreft het overeenkomstige kleurpatroon factor c.

De onvolledige dominantie van „grizzle” over „kras”, welke door BONHOTE en SMALLEY bij de B-zwarten werd geconstateerd, werd door mij eveneens in zekere mate gevonden bij de roodgrijzen, welke den factor C voor kras bevatten.

Daardoor is de mogelijkheid niet uitgesloten, dat de „grizzles” het-

zelfde zijn als de grijs-gebanden, met dien verstande dat zij verschillen, doordat de grizzles nog één of meerdere onbekende factoren bevatten, b.v. X, welke domineeren over afwezigheid (x) en welke een donkerder voorkomen aan de grizzles geven. Dit zou b.v. de reeds meermalen aangehaalde factor V kunnen zijn, die bij aanwezigheid in een lichtblauwe, deze in een vetblauwe verandert. Daardoor zou verklaard worden, dat de krassing bij BONHOTE en SMALLEY's heterozygote grijsen (dus grijskrassen Cc), onduidelijker wordt. Zelf vermelden BONHOTE en SMALLEY, dat deze heterozygote grijsen steeds onderscheiden kunnen worden van de homozygote. Wanneer de grijsen waarmee zij werkten van de veronderstelde formule GG (XX)cc zijn, zal na paring met een blauwe, (gg(xx)cc), hun  $F_1$ : Gg (Xx) cc zijn. Zulke  $F_1$ -dieren, onderling gepaard, zullen een  $F_2$  geven, waarin dieren van de formule GG (of Gg) (xx) cc kunnen verschijnen. Indien mijn veronderstelling juist is, zullen deze in uiterlijk overeen moeten komen met de grijs-gebanden, welke ik beschreef. Inderdaad deelen de schrijvers mee, dat bij verdere doorfok van het materiaal er een neiging blijkt te bestaan, zoowel bij de grizzles als bij de mealy's, om witter te worden, hetgeen dus wel eenigszins met mijn veronderstelling overeenkomt. Ze verkrijgen tenslotte enkele vogels, welke slechts enkele gekleurde veertjes bezitten en overigens bijna wit zijn. Dit kan een type zijn, zooals door mij als roodgrijze zonder handen [formule RR(Rr)GG(Gg) baba] is aangeduid.

Uit mijn proeven valt verder, in verband met het niet aan het geslacht gebonden zijn van den factor G en het onafhankelijk vererven van den sex-linked A-factor, af te leiden, dat een grijze van een roodgrijze verschilt, doordat bij de laatste het zwarte pigment door rood vervangen is.

Ik wees er reeds enkele malen op, dat er groote overeenkomst bestaat tusschen de dark-mealy en donker-vale, de mealy en de licht-vale, en dat waarschijnlijk deze mealy's hiermee verward zouden zijn. Alleen de light-mealy zou dan overeenkomen met een roodgrijze en dus G en A bevatten.

BONHOTE en SMALLEY krijgen in hun proeven met grijs, (waarbij zij zich mealy voorstellen als grijs, waarbij het wit door rood vervangen is, en waarbij zij aannemen, dat G, = grijs, steeds met R, = rood, gekoppeld is), uit mealy  $\times$  grijs (Rw  $\times$  Ww) 18 mealy, 10 grijs, 9 blauw (Ze verwachten een verhouding 2 : 1 : 1). Indien we aannemen, dat

de mealy een gewone vale is (Aagg) en hun grijze = aaGg, (de factor voor geband, c, kan hier buiten beschouwing blijven), dan zou men een splitsing verwachten in: 1 AaGg (roodgrijs), 1 Aagg (vaal), 1 aaGg (grijs) en 1 aagg (blauw).

Daar zij echter alle dieren met rood pigment (vaal en mealy) te zamen nemen, wordt deze verhouding 2 (vaal en roodgrijs): 1 grijs : 1 blauw; het resultaat van hun proeven is dan in overeenstemming met mijn opvatting. Hetzelfde geldt voor hun 2e proef, waar ze uit mealy  $\times$  grijs verkrijgen 11 mealy en 8 grijs, en verwachten 9.5 : 9.5. Hier verwachten wij, evenals BONHOTE en SMALLEY, wanneer wij aannemen, dat „mealy” gelijk is aan wat ik vaal noem (Aagg) en grijs = aaGG, een splitsing in roodgrijs en grijs in de verhouding 1 : 1. Blauw kan uit een dergelijke paring niet verkregen worden.

BONHOTE en SMALLEY nemen aan, dat elke light-mealy RW is; hun proef 181, waar ze uit grijs (Ww)  $\times$  light-mealy (RW) 7 mealy, 2 grijs en 1 blauw verkrijgen, is dus niet in overeenstemming met hun verwachtingen. Elke light-mealy behoeft echter niet homozygoot te zijn, integendeel ligt het voor de hand aan te nemen, dat ze hier een heterozygote roodgrijze hebben gebruikt. Was deze roodgrijze AaGg en de grijze aaGg, dan zal men kunnen verkrijgen:

1 AaGG (roodgrijs), 2 AaGg (roodgrijs) en 1 Aagg (vaal), 1 aaGG (grijs), 2 aaGg (grijs) en 1 aagg (blauw). Totaal 4 mealy (= 3 roodgrijs + 1 vaal) 3 grijs en 1 blauw. Ze verkregen 7 mealy, 2 grijs en 1 blauw; het kleine aantal nakomelingen in aanmerking genomen, is dit niet zoover van de verwachting.

Aan het slot van hun werk voeren BONHOTE en SMALLEY aan, dat 3 belangrijke verschijnselen bij hun proeven voorkomen, waarbij de Mendelsche hypothese faalt:

1. de verschillende tinten bij dezelfde kleur,
2. de overheersching van één geslacht bij verschillende kleuren. (Een groot aantal der witte grijzen zijn ♀♀, een groot aantal der lichte mealy's ♂♂).
3. Het toenemen van het wit bij inteelt van grijzen.

Wat de punten 1 en 3 betreft, kunnen we opmerken, dat hieruit geenszins een falen der Mendelsche wetten volgt. Deze verschijnselen zijn zeer goed te verklaren door aan te nemen, dat één of meer onbekende factoren op de hoofdkleuren inwerken en dat deze bij inteelt

geëlimineerd worden, waardoor in latere generaties lichter getinte grijzen zullen kunnen ontstaan.

Het 2e punt is verklaard, doordien aangetoond werd, dat de factor A sex-linked is, waardoor natuurlijk uit roode (A) ♀♀ × zwarte (B) ♂♂ steeds rood gekleurde ♂♂ en zwart gekleurde ♀♀ zullen ontstaan.

Wanneer wij een gelijk aantal nakomelingen der beide paringen rood ♂ × zwart ♀ en zwart ♂ × rood ♀ te zamen tellen, dan zal men in het geheel de volgende verhouding krijgen:

3 roodgekleurde ♂♂ : 1 roodgekleurde ♀ : 1 zwartgekleurde ♂ : 3 zwartgekleurde ♀♀, en zullen er dus van de roodgekleurden 75 % ♂♂ en 25 % ♀♀ zijn en van de zwartgekleurden 25 % ♂♂ en 75 % ♀♀.

Ook COLE en KELLEY hebben trouwens op deze verklaring reeds gewezen.

Ten slotte vermelden BONHOTE en SMALLEY nog, dat ze „cream-mealy's” „verkregen, welke alle ♀♀ waren. Aangezien ze over deze typen verder niets mededeelen en ook de kleur niet nader beschrijven, noch aangeven uit welke paringen deze „cream-mealy's” voortkwamen, valt hierover natuurlijk niets naders te veronderstellen.

### *Conclusies*

1 Grijzen verschillen van niet-grijzen door één enkele factor G, welke als een eenvoudige Mendelsche factor vererft.

2. Grijs (G) is dominant over niet-grijs (g).

3. De factor G is te beschouwen als een gedeeltelijke onderdrukker van pigment. A-rood wordt sterker onderdrukt dan B-zwart. Waar de pigmentatie der veeren het geringst is, uit zich de werking van den factor G het sterkst.

4. De factor G is in zijn erfelijkheid onafhankelijk van den factor A, voor dominant rood, van den factor B, voor zwart, en van de verschillende factoren, welke de kleurpatronen bepalen.

5. De factor G is niet aan het geslacht gebonden.

6. De sex-linked A-factor voor rood, wordt niet door den factor G beïnvloed.

7. Er bestaat geen apart rood, dat roodgrijzen en A-rooden onderscheidt, maar deze verschillen slechts door den factor G. Een roodgrijze draagt dus G en A.

## ZESDE HOOFDSTUK

### DE BONTEN

Bont noemt men een duif, waarvan één of meerdere veeren zuiver wit zijn. Alle overgangen van geheel gekleurde tot geheel witte dieren komen voor. Bij al de besproken kleuren en kleurpatronen komen bonten voor. COLE deelt mee, dat het wit der veeren niet door *wit* pigment, maar door afwezig zijn van pigment wordt veroorzaakt. In de literatuur vindt men weinig mededeelingen over de erfelijkheid van bont. Wel hebben enkele onderzoekers gewerkt met kruisingen van geheel gekleurden met zuiver witten. De  $F_1$  en  $F_2$  hiervan bevatten meestal verschillende bonten; bij sommige van deze bonten waren de gekleurde veeren in de meerderheid, bij andere weer overheerschten de witte veeren.

STAPLES-BROWNE (1908) verkreeg uit de paring van een witte pauwstaart met een zwarte valkenet een  $F_1$ , bestaande uit 9 dieren.

De kleur van deze  $F_1$ -dieren was practisch gelijk. De vogels waren zwart met een paar witte veeren, die gewoonlijk aanwezig waren op de stuit, dijen en aan het achterlichaam rondom den anus. In één geval was het aantal witte veeren wat grooter, maar de zwarte veeren waren verreweg het grootst in aantal. Vogels uit reciproke kruisingen verschilden niet van elkaar.

Drie paringen van  $F_1$ -vogels gaven een  $F_2$  bestaande uit 34 dieren. Hierbij waren 5 zwarten, die geen spoor van wit vertoonden; 10 anderen hadden slechts enkele witte veeren, echter meer wit dan de  $F_1$ -ouders. Behalve witte veeren rondom den anus, op de stuit en op de dijen, hadden deze ook wit aan het hoofd en de keel, terwijl ook de vleugelveeren, speciaal de slagpennen, soms wit waren. Zwart was echter steeds overheerschend aanwezig. Bovendien verschenen er 4 zwartkrassen, (door STAPLES-BROWNE „reversionary blue” genoemd), waarvan er 2 een paar witte veeren aan het onderlichaam hadden.

Er kwamen in de  $F_2$  verder 6 zuiver witten voor, 4 anderen ver-



toonden een paar gekleurde veeren, en wel enkelen roode, anderen wit met zwarte veeren.

De andere 5  $F_2$ -vogels waren rood, terwijl hierbij steeds witte veeren voorkwamen, ongeveer in dezelfde mate als bij de zwarten en de zwartkrassen.

Een  $F_3$  werd gevormd door paring van 2 zwarte  $F_2$ -dieren, welke enkele witte veeren vertoonden. Hieruit kwamen 2 zwarten, 6 zwarten met enkele witte veeren, 3 zwartkrassen met enkele witte veeren, één witte met enkele gekleurde veeren en 2 witten. Van deze zwarten met enkele witte veeren, had er één slechts één witte veer op de stuit, een andere had 2 witte veeren op de dijen en 3 van de onderste staartveeren waren wit getipt. De overblijvende had wit aan hoofd, hals, stuit, buik, dijen en onder-staartveeren, en één bovendien 12 witte slagpennen, 11 witte dekveeren en 4 witte staartveeren. Van de zwartkrassen met witte veeren had één vogel slechts wit op de stuit, de andere 2 hadden wit op hoofd, nek, stuit, buik en dijen; één van hen bovendien 3 witte slagpennen en 3 witte dekveeren.

Paring van 2 zwartkrassen met enkele witte veeren, gaf 3 zuivere zwartkrassen; 6 anderen vertoonden witte veeren, met een aantal (tot 10) witte slagpennen.

Twee  $F_3$ -zwartkrassen met witte veeren gaven, met elkander gepaard, 9 zwartkrassen met wit en 2 witten.

Zwartkrassen van  $F_2$ ,  $F_3$  en  $F_4$ , gepaard met witten, gaven 24 jongen, allen zwartkras met een weinig wit.

Door terugkruising van zwartkrassen met witte veeren met geheel witte dieren, verkreeg hij 41 nakomelingen nl. 13 zwartkras met wit en 28 witten. Hij verwachtte hier een 1 : 1 verhouding.

Uit 3 paringen van zwartkras met wit  $\times$  zwartkras met wit, kwamen 11 zwartkrassen met wit, 6 witten en 1 blauw zonder wit.

Een  $F_3$ -zwartkras zonder wit  $\times$  zwart zonder wit gaf 8 zwarten en één leverkleurige, allen zonder witte veeren.

$F_3$ -zwartkras  $\times$   $F_3$ -zwart met wit gaf 2 zwarten, 3 zwarten met wit, 2 zwartkrassen en 2 zwartkrassen met wit.

De onderlinge paring van uit deze proeven verkregen zwarten gaf 7 zwarten en één zwartkras.

Voorts kruiste STAPLES-BROWNE een non-duif en een zwarte valkenet. Bij de non-duif is het hoofd zwart, de keel en de 10 buitenste vleugelveeren, dus de slagpennen, eveneens.

De  $F_1$  was zwart met enkele witte veeren. De  $F_2$  bestond uit 2 zwarten, 10  $F_1$ -typen, 1 jong met overheerschend wit en 3 dieren welke op de non geleken.

Een paring van een witte pauwstaart ♂ met een witte tuimelaar ♀ gaf in  $F_1$  6 witten en 3 witten met gekleurde veeren. 2  $F_1$ -dieren, wit met gekleurde veeren, gaven 4 witten, 4 witten met een paar gekleurde veeren en 2 z.g. tricolor, d. z. witten met zoowel roode als zwarte veeren.

STAPLES-BROWNE concludeert uit al deze proeven, dat wit recessief is tegenover gekleurd, en dat dus zoowel zwart als zwartkras over wit domineert. Het optreden van gekleurde veeren bij de nakomelingen der paring van een witte tuimelaar met een witte pauwstaart, doet hem veronderstellen, dat bij witte tuimelaars een dominante factor voor wit bestaat, zoodat dit ras te vergelijken is met de witte leghorn.

In 1912 publiceerde STAPLES-BROWNE de resultaten van een ander onderzoek, nl. kruising van blauw en zilver met wit.

Uit de paring van wit met blauw verkreeg hij 2 blauwen met veel wit. Een  $F_2$ -generatie, verkregen door paring van 2 van deze  $F_1$ -dieren, bestond uit 2 blauwen, 4 blauwen met veel wit en een witte. Uit een andere kruising van wit en blauw ontstonden 8 blauwkrassen met enkele witte veeren. Een dezer blauwkrassen met iets wit, gepaard met blauw, gaf 1 blauw, 1 blauw met iets wit, 4 blauwen met veel wit en 1 blauwkras met iets wit. Een paring van 2 blauwkrassen met iets wit, leverde 2 witten, 1 blauw zonder wit, 1 blauw met iets wit, 3 blauwen met veel wit, 4 blauwkrassen met enkele witte veeren.

Twee blauwkrassen met veel wit gaven 4 witten, 1 blauw met iets wit, 6 blauwen met veel wit.

Uit de kruising van zilveren en witten ontstonden in totaal 11 jongen, allen blauwkras met een paar witte veeren. Zilver zonder wit  $\times$  blauwkras met iets wit gaf 1 blauwkras, 2 blauwen, 7 zilverkrassen en 2 zilveren. Witte veeren kwamen voor bij 1 blauwkras en 1 zilverkras.

Twee zilveren zonder wit gaven, met elkander gepaard, 7 jongen, allen zilver zonder wit.

Blauw zonder wit  $\times$  blauw zonder wit gaf 11 blauwen zonder wit.

Uit zilver  $\times$  blauw verkreeg STAPLES-BROWNE 2 blauwen en ten slotte, uit een paring van twee blauwen, twee blauwe nakomelingen met een paar witte veeren in de stuit.

DONCASTER (1912) verkreeg door kruising van zwarte en witte

pauwstaarten 20 jongen; uit zwart ♀ × wit ♂ 13 jongen, waarvan 10 meer wit en 3 meer zwart waren; uit wit ♀ × zwart ♂, 7 jongen, waarbij zwart en wit regelmatig verdeeld waren en dus min of meer de z.g. getijgerde afteekening ontstond. Een andere paring van wit ♀ × zwart ♂ gaf 12 jongen, welke meer wit waren dan die van de eerste paring, maar varieerden in voorkomen; één vogel was geheel wit met een zwarte vlek rechts op het lichaam en anderen wit met zwarte vlekken op hoofd, lichaam, vleugels en meteen aantal zwarte staartveeren.

Een  $F_2$  van 2  $F_1$ -dieren, bij welke het grootste deel van het veerenkleed wit was, bestond uit 13 dieren, waarvan 3 wit, 7 wit met zwarte vlekken, 2 zwart met witte veeren en één blauw met wit.

Een andere  $F_2$  bestond uit 18 jongen, 6 wit, 4 wit met zwarte vlekken, 5 zwart met witte veeren en 3 blauw met wit. De geheele  $F_2$  bestond dus uit 31 nakomelingen, waarvan 9 wit, 11 wit en zwart, 7 zwart en wit en 4 blauw en wit. Drie andere paringen van  $F_1$ -dieren gaven 29 jongen, 12 wit, 6 wit en zwart, 1 wit en blauw, 5 zwart en wit en 5 blauw en wit. In het geheel werden dus 60  $F_2$ -dieren verkregen, en wel: 21 witten, 17 wit en zwart, 1 wit en blauw, 12 zwart en wit en 9 blauw en wit; geheel zwarte dieren kwamen dus niet voor. Een paring van een  $F_1$ - met een  $F_2$ -dier, beide overwegend zwart, gaf: 1 zwart met wit, 2 zwarten en 1 blauwe. Een andere paring van een  $F_1$ - met een  $F_2$ -dier, eveneens overwegend zwart, doch met iets meer wit, leverde 3 wit met zwart en één zwart met wit.

Een zwarte ♀ × zwarte ♂ gaf 2 zwarten, 1 wit met zwart en 3 zwart met wit.

Een witte ♀ × zwarte ♂ gaf 2 jongen, één geheel zwart, de andere zwart en wit.

Uit de kruising van een witte ♀ met dezelfde zwarte ♂, als in de vorige proef werd gebruikt, ontstonden 2 jongen, een geheel zwart en een wit.

Op grond van zijne resultaten neemt DONCASTER aan:

een factor P voor bont, S voor volle kleur (dus zonder wit) en een kleurfactor C, S en P zijn dominant.

SSppCC of SSppCc is dan zwart

SSPpCC of SSPpCc zwart met grijze vleugelpennen.

SSPPCC, SSPPCc of SSPpCC zwart met enkele witte veeren.

SsPPCC of SsPpCc zwart met wit.

ssPPCc en andere combinaties van P en C maar zonder S, zullen dan wit met zwart zijn.

Homozygoten voor S zijn zwart met of zonder grijze vlaggen, als P aanwezig is.

Heterozygoten voor S, welke tevens den factor P bevatten, zijn zwart met wit; zijn ze homozygoot voor P en heterozygoot voor S en C, (dus SsPPCc), dan is overmaat van wit aanwezig.

ssppCC of ssppCc zou dan wit zijn. Indien dit zoo is, zegt DONCASTER verder, dan geeft zoo'n vogel, gekruist met een witte, die wel de factoren S en P bevat, maar waarin C ontbreekt, gekleurde nakomelingen.

STAPLES-BROWNE verkreeg, zooals is meegedeeld, uit de kruising witte pauwstaart  $\times$  witte tuimelaar, een gekleurde  $F_1$ , waarvoor hij aannam, dat het wit van de pauwstaart dominant wit was. De veronderstelling van DONCASTER geeft hiervan, volgens dezen, eveneens een verklaring.

COLE (1914) meent, op grond van de resultaten van STAPLES-BROWNE, dat het niet juist is, wit te beschouwen als een enkelvoudig recessieve kenmerk, noch om onderscheid te maken tusschen wit van den tuimelaar en den pauwstaart. Hij stelt voor, wit te beschouwen als te worden veroorzaakt door een onbepaald aantal factoren; de hoeveelheid wit is dan afhankelijk van het aantal factoren, dat aanwezig is. Iedere factor ( $W_1, W_2, W_3, \dots W_n$ ) stelt voor een bepaalde graad van beletten van pigmentvorming en de werking van een dergelijken factor kan zich al of niet bepalen tot een bepaald gebied van het veerenkleed. Deze factoren behoeven niet gelijk in waarde te zijn, sommigen zouden weinig, anderen veel wit kunnen veroorzaken, b.v.  $W_1 w_1$  zou evenveel effect kunnen hebben als  $W_1 W_1$ , in welk geval  $W_1$  volkomen dominant zou zijn. Aan den anderen kant zou men kunnen onderstellen, dat b.v.  $W_2 w_2$  slechts half zooveel wit produceert, als de homozygote  $W_2 W_2$ . COLE deelt mee, dat dit slechts een poging is eener verklaring op grond van een hypothese van multi-pele factoren.

DONCASTER (1911) neemt, volgens COLE, ongeveer iets dergelijks aan ter verklaring zijner resultaten, maar de eenvoudige formule's, die hij veronderstelt, kunnen de ingewikkelde verhoudingen, welke er bestaan, niet verklaren.

COLE stelt, ter verklaring zijner proeven, welke op de erfelijkheidsverhoudingen van wit betrekking hebben, een klasse-indeeling op,

welke uit 7 groepen bestaat; klasse 1 zijn geheel witten; klasse 2 zijn wit met een paar gekleurde veeren; klasse 3 met meer kleur, maar wit nog in de meerderheid; klasse 4 verhouding van kleur en wit ongeveer gelijk; klasse 5 meer kleur dan wit; klasse 6 gekleurd behalve een kleine hoeveelheid wit, en klasse 7 geheel gekleurden zonder wit.

COLE verkreeg uit:

a. wit  $\times$  wit, (beide behorend tot klasse 1): 11 witten (klasse 1), 4 witten met een paar gekleurde veeren (klasse 2) en 1 witte met meer kleur (klasse 3).

b. wit (kl. 1)  $\times$  rood (kl. 7) : 1 wit (kl. 1), 2 wit (kl. 3) en 2 wit en kleur ongeveer gelijk (kl. 4).

c. wit (kl. 1)  $\times$  geel (kl. 7) : 3 wit (kl. 3), 1 wit en kleur ongeveer gelijk (kl. 4), 1 meer kleur dan wit (kl. 5) en een geheel gekleurde (kl. 7).

d. rood (kl. 7)  $\times$  wit (kl. 3) : 4 klasse 3, 1 klasse 4, 3 klasse 5, 3 klasse 6, en 4 klasse 7.

In proeven a, b en c was dezelfde witte  $\sigma$  gebruikt.

In proef d een uit proef c verkregen roode met zijn nestzuster (kl. 3).

e. wit (klasse 1)  $\times$  wit met een paar gekleurde veeren (kl. 2): 25 klasse 1, 9 klasse 2, 4 klasse 3, 1 klasse 4, 1 klasse 5, en 2 klasse 6.

f. wit (kl. 1)  $\times$  geel (kl. 7) : 1 klasse 1, 4 klasse 3, en 1 klasse 4.

g. paring van 2  $F_1$ -dieren, verkregen uit proef f, beiden behorend in klasse 3, gaf: 1 klasse 2, 7 klasse 3, 2 klasse 4, en 1 klasse 5.

h. wit (kl. 3)  $\times$  wit (kl. 4) geeft 2 klasse 4, 1 klasse 5, en 2 klasse 7.

i. wit gevlekt (klasse 5)  $\times$  geel (kl. 7) geeft 3 klasse 5, 2 klasse 6, en 5 klasse 7.

Op grond van deze proeven meent COLE, dat wit bij duiven is te beschouwen als bepaald door een aantal factoren, die de vorming van pigment beletten en niet als een recessieve vorm.

NUTTALL (1918) deelt mee, dat de erfelijkheid van wit moeilijk te analyseren is. Dieren, die veel wit bevatten, zijn waarschijnlijk dominant; bont met een paar witte veeren is recessief.

### *Eigen resultaten*

De onder mijn duiven voorkomende bonten zijn niet ontstaan door paring van geheel gekleurden met zuiver witten, zooals STAPLES-BROWNE, COLE en DONCASTER deze verkregen. Zij zijn of door aankoop rechtstreeks van andere hokken ingevoerd, of te voorschijn gekomen uit paring van twee geheel gekleurden.

Indien ik deze bonten zou willen indeelen in de klassen, welke COLE opstelde, zou ik slechts dieren hebben, behoorend in klassen 5, 6 en 7.

De witte veeren traden het meest op aan de vleugels en wel waren het in hoofdzaak de slagpennen, varieerend van één tot allen aan beide vleugels. Verder kwam wit voor aan het hoofd, op de stuit en aan het onderlichaam rondom den anus, terwijl een enkele maal ook staartveeren en kleinere vleugelveeren wit waren.

Eenvoudig is de erfelijkheid van wit niet, en zonder twijfel zijn er verscheidene factoren bij betrokken. Onderscheid heb ik gemaakt tusschen bonten, dat zijn dus duiven welke rood of zwart pigment bevatten en één of meerdere witte veeren bezitten, en niet-bonten, dat zijn dan duiven, welke rood of zwart pigment vertoonen, zonder witte veeren. Grijsen, welke dus den factor G bezitten, zijn hierbij buiten beschouwing gelaten, aangezien bij roodgrijsen (welke A en G bezitten) zeer veel witte veeren voorkomen, en deze, indien gerangschikt in de klassen van COLE, in klasse 2 zouden thuis behooren. Waar hier echter de witte kleur der veeren afhankelijk is van den G-factor en het daardoor niet mogelijk is uit te maken of ze tevens witte veeren bezitten, welker optreden door andere factoren wordt bepaald, heb ik deze in dit verband niet beschouwd.

#### A. Paring van niet-bont met niet-bont

Proef	1. Niet-bont	×	niet-bont	geeft	Niet-bont	Bont
	1.				4	1
„	2.	id.	×	id.	1	1
„	3.	id.	×	id.	4	1
„	4.	id.	×	id.	3	1
„	5.	id.	×	id.	3	1
„	6.	id.	×	id.	1	1
„	7.	id.	×	id.	0	2
„	8.	id.	×	id.	5	2
„	9.	id.	×	id.	1	2
„	10.	id.	×	id.	0	1
„	11.	id.	×	id.	3	1
11 paringen					25	14
Totaal						

De beide ouderdieren in proef 1 waren ontstaan uit de paring van een bonte en een niet-bonte, evenals die van de proeven 3, 4, 5 en 11. Van de andere ouderdieren is de afstamming onbekend.

*B. Paring van niet-bont met bont*

					Niet-bont	bont
Proef 12.	Niet-bont	×	bont	geeft	3	0
„ 13.	id.	×	id.	„	7	3
„ 14.	id.	×	id.	„	3	0
„ 15.	id.	×	id.	„	2	1
„ 16.	id.	×	id.	„	1	1
„ 17.	id.	×	id.	„	0	4
„ 18.	id.	×	id.	„	4	0
„ 19.	id.	×	id.	„	1	1
„ 20.	id.	×	id.	„	3	2
„ 21.	id.	×	id.	„	3	0
„ 22.	id.	×	id.	„	2	0
„ 23.	id.	×	id.	„	0	2
„ 24.	id.	×	id.	„	1	0
„ 25.	id.	×	id.	„	2	0
„ 26.	id.	×	id.	„	1	1
„ 27.	id.	×	id.	„	2	0
„ 28.	id.	×	id.	„	0	3
„ 29.	id.	×	id.	„	2	3
„ 30.	id.	×	id.	„	2	1
„ 31.	id.	×	id.	„	1	1
„ 32.	id.	×	id.	„	1	1
„ 33.	id.	×	id.	„	1	1
„ 34.	id.	×	id.	„	2	0
„ 35.	id.	×	id.	„	2	0
„ 36.	id.	×	id.	„	1	1
„ 37.	id.	×	id.	„	1	1
„ 38.	id.	×	id.	„	1	0
„ 39.	id.	×	id.	„	2	1
„ 40.	id.	×	id.	„	2	0
„ 41.	id.	×	id.	„	1	1
„ 42.	id.	×	id.	„	2	2
Totaal 31 paringen van niet-bont × bont geven te zamen					56 niet-bont en 31 bont.	

In de proeven 12, 13, 15, 19, 26, 28, 31, 34 en 36 was bekend, dat beide ouderdieren ontstaan waren uit de paring van een bonte en een niet-bonte. Deze geven te samen 18 niet-bonten en 11 bonten.

### C. Paring van bont met bont

	Niet-bont	bont
Proef 43. Bont $\times$ bont geeft	0	4
„ 44. id. $\times$ id. „	0	4
„ 45. id. $\times$ id. „	2	4
„ 46. id. $\times$ id. „	2	0
„ 47. id. $\times$ id. „	0	2
„ 48. id. $\times$ id. „	1	0
Totaal 6 paringen van bont $\times$ bont	<hr/>	
geven te zamen:	5 niet-bont en 14 bont.	

In de proeven 43, 44, 45 en 46 waren beide bonte ouders ontstaan uit paring van 2 niet-bonten uit de vorige proeven.

Wij zien dus, dat zoowel uit de paring van 2 bonten, als uit de paring van 2 niet-bonten, bonten en niet-bonten ontstaan. STAPLES-BROWNE verkreeg eveneens uit de paring van 2 bonten geheel gekleurden en bonten en in één geval, uit 2 blauwen, blauwen met een paar witte veeren in de stuit. DONCASTER had dezelfde resultaten; uit bonten ontstonden bonten en niet-bonten en uit paring van 2 zwarten verkreeg hij 4 bonten.

COLE paarde wel bonten onderling, maar geheel gekleurden werden door hem niet gepaard. Uit de paring van 2 bonten verkreeg hij eveneens bonten en niet-bonten.

Indien we, zooals COLE voorstelt, het optreden van witte veeren willen beschouwen als afhankelijk van een aantal dominante factoren ( $W_1, W_2, W_3, \dots, W_n$ ), dan zal dus steeds een geheel gekleurde, zonder witte veeren, geen enkele W-factor kunnen bevatten, daar er anders witte veeren aanwezig zouden moeten zijn. Nemen we aan, dat witte veeren veroorzaakt worden door dominante factoren,  $W_1, W_2$  etc., die de vorming van pigment beletten, dan zal het niet mogelijk zijn, door paring van 2 geheel gekleurden, nakomelingen te verkrijgen, die bont zijn. Omgekeerd zal het echter wel mogelijk zijn uit twee bonten, geheel gekleurden zonder wit te verkrijgen.



Als we veronderstellen, dat wit veroorzaakt wordt, door een onbekend aantal factoren, welke recessief zijn ten opzichte van gekleurd, dan zal het mogelijk zijn, zoowel uit 2 bonten als uit 2 niet-bonten, bonten te verkrijgen. Indien  $K_1, K_2, K_3, \dots K_n$  een aantal factoren voorstellen, die, indien allen aanwezig, een geheel gekleurd veerenskleed zullen vormen, zonder een enkele witte veer, dan zullen de recessieve factoren  $k_1, k_2, k_3, \dots k_n$ , indien allen homozygoot aanwezig, een geheel witte vogel vormen.

COLE veronderstelde, nadat hij voor het optreden van wit een aantal dominante W-factoren had aangenomen, dat deze factoren al of niet een gelocaliseerde werking zouden hebben, en dat de hoeveelheid wit, door elk dezer factoren veroorzaakt, verschillend kan zijn. Wij zien dikwijls, dat bonten, die ontstaan uit 2 bonte dieren, meer wit vertoonen, dan een van de ouderdieren bezat.

Veronderstellen wij, dat de genotypische formule van een duif  $K_1 K_1 k_2 k_2 \dots$  is, dan zal deze dus bont zijn, evenals de combinatie  $k_1 k_1 K_2 k_2$ . Deze gepaard, zullen kunnen geven:  $K_1 k_1 K_2 k_2$  en  $K_1 k_1 k_2 k_2$ . De eerste zal, indien  $K_1$  en  $K_2$  volledig over  $k_1$  en  $k_2$  domineeren, geheel gekleurd of niet-bont zijn, de laatste echter zal bont zijn.

Aan den anderen kant zal een paring van twee geheel gekleurde  $K_1 k_1 K_2 k_2$ -dieren de volgende combinaties van factoren kunnen geven:

$1 \times K_1 K_1 K_2 K_2$ ;  $2 \times K_1 K_1 K_2 k_2$ ;  $4 \times K_1 k_1 K_2 K_2$ ;  $2 \times K_1 k_1 K_2 k_2$ , welke allen niet-bont zullen zijn en

$1 \times K_1 K_1 k_2 k_2$ ;  $2 \times K_1 k_1 k_2 k_2$ ;  $1 \times k_1 k_1 K_2 K_2$ ;  $2 \times k_1 k_1 K_2 k_2$  en  $1 \times k_1 k_1 k_2 k_2$ , welke allen bont zullen zijn.

Met de veronderstelling, dat wit veroorzaakt wordt door een onbekend aantal recessieve factoren, zijn we dus in staat het optreden van bonten en niet-bonten, zoowel uit de paringen van 2 bonten als van 2 niet-bonten, te verklaren.

Men zou deze ingewikkelde erfelijkheidsverschijnselen eveneens kunnen verklaren, door te veronderstellen, dat er twee soorten van wit voorkomen, nl. dominant en recessief wit, zooals BATESON en PUNNETT dit ook aantoonde bij hoenders, en zooals NUTTALL veronderstelde, dat ook bij postduiven aanwezig zou zijn. Laatstgenoemde meent, dat bonten met veel witte veeren dominant zijn, en bont met slechts enkele witte veeren recessief. Indien we aannemen, dat een groot aantal recessieve factoren bij de vorming van wit werkzaam kunnen zijn, dan zal een bonte met veel wit ook veel recessieve factoren bevatten

en dus zal de kans op het vormen van niet-bonten, uit 2 zulke bonten met veel wit, geringer zijn.

De resultaten van COLE, STAPLES-BROWNE en DONCASTER en mij toonen echter duidelijk aan, dat indien er dominant witte factoren voorkomen, daarnaast toch stellig ook recessieve factoren voor wit bestaan. Het is natuurlijk zeer lastig om (in verband met de ongetwijfeld vele factoren, die bij de bepaling van wit werkzaam zijn), hier een conclusie te trekken, daar zoowel het aannemen van uitsluitend recessieve factoren, als van zoowel dominante als recessieve factoren, een verklaring kan geven.

Toch meen ik, dat de resultaten van mijn eigen proeven doen veronderstellen, dat althans bij postduiven het wit in de veeren (uitgezonderd bij de grijzen en A-roodgrijzen) veroorzaakt wordt door recessieve factoren. Immers in proef 45 en 46 ontstonden uit 2 bonten zoowel niet-bonten als bonten, terwijl de ouders van de in die proeven gebruikte bonten niet-bont waren. Indien we het bestaan van recessief en dominant wit aannemen, dan kan het wit, ontstaan uit 2 niet-bonten, slechts recessief zijn. En uit deze recessieve *bonten* werden *niet-bonten* verkregen; hieraan is slechts de verklaring te geven, welke ik hierboven heb uiteengezet. Op grond van deze veronderstelling zal het mogelijk zijn, uit 2 geheel gekleurden, volkomen witten te verkrijgen. Hoewel dit, in verband met het groot aantal veronderstelde factoren, slechts zeer zelden zal kunnen voorkomen, zijn mij toch waarnemingen van andere fokkers bekend, waarbij dit plaats had.

Meestal kon dan echter aangetoond worden, dat bij de voorouders dieren voorkwamen, welke zeer vele witte veeren hadden.

Dat echter de mogelijkheid niet is uitgesloten, dat bij sommige andere duivensoorten wel dominant witten voorkomen, blijkt uit de proeven van COLE en STAPLES-BROWNE, die beiden uit 2 geheel witten, witten met gekleurde veeren verkregen.

### Conclusies

1. Het optreden van geheel gekleurde veeren bij postduiven is afhankelijk van een onbekend aantal factoren ( $K_1, K_2, K_3, \dots, K_n$ ).

2. Indien deze factoren geheel afwezig zijn ( $k_1 k_1 k_2 k_2 k_3 k_3 \dots k_n k_n$ ) zijn de dieren geheel wit. Zijn er echter slechts enkele factoren niet aanwezig, dan zijn de dieren bont.

3 De hoeveelheid wit is afhankelijk van het aantal afwezige factoren der reeks  $K_1$ ,  $K_2$ , etc.

4. Deze factoren  $K_1$ ,  $K_2$  enz. kunnen een al of niet gelocaliseerde werking hebben; tevens kan hun quantitative waarde verschillend zijn.

5. Behalve recessief wit komt bij duiven ook dominant wit voor.

## LITERATUUR

1. C. DARWIN, The variation of animals and plants under domestication. (London, Murray. 1868).
2. R. STAPLES-BROWNE, Note on heredity in pigeons. (Proc. Zool. Soc. London 2, p. 550 1905).
3. R. STAPLES-BROWNE, On the inheritance of colour in domestic pigeons, with special reference to reversion (Proc. Zool. Soc. London p. 67. 1908).
4. T. H. MORGAN, Notes on the crosses between different races of pigeons. (Biol. Bull. 21, p. 215. 1911).
5. J. L. BONHOTE and F. W. SMALLEY, On colour and colour pattern inheritance in pigeons (Proc. Zool. Soc. London. Part III, p. 601. 1911).
6. R. STAPLES-BROWNE, Second report on the inheritance of colours in pigeons, together with an account of some experiments of crossing of certain races of doves, with special reference to sex-limited inheritance. (Journ. Genetics II, p. 131. 1912).
7. L. J. COLE, A case of sex-linked inheritance in the domestic pigeon. (Science. N S 36, p. 190. 1912).
8. L. DONCASTER, Notes on inheritance of colour and other characters in pigeons (Journ. Genetics II, p. 89. 1913).
9. L. J. COLE, Studies on inheritance in pigeons. 1. Hereditary relationships of the principal colors (Rhode Island Agric. Exp. Stat. Bull 158, p. 312. 1914).
10. O. LLOYD-JONES, Studies on inheritance in pigeons. (Journ. Exp. Zool 18, p. 453 1915).
11. L. J. COLE and F. W. KIRKPATRICK, Sex ratios in pigeons, together with observations on the laying, incubation and hatching of the eggs. (Rhode Isl. Agric. Exp. Station Bull. 162 p. 463. 1915).
12. J. S. W. NUTTALL, A note on the inheritance of colour in one breed of pigeons. An attempt to demonstrate a Mendelian type of transmission. (Jour. Genetics 7, p. 119. 1918).
13. L. J. COLE and F. J. KELLEY, Studies on inheritance in pigeons. III. Description and linkage relations of two sex-linked characters. (Genetics 4, p. 183. 1919).
14. SARAH VAN HOOSSEN-JONES, Studies on inheritance in pigeons. IV. Checks and bars and other modifications of black. (Genetics 7, Numb. 5. 1922).
15. W. CHRISTIE und CHR. WRIEDT, Die Vererbung von Zeichnungen, Farben und anderen Characteren bei Tauben. (Zeitschrift für Inductive Abstammungs- und Vererbungslehre Band XXXII, Heft 2/3. p. 233. 1923).

16. J. METSELAAR, Rood en geel bij duiven en hun overerving. (*Avicultura* no. 25, 38e Jaargang, p. 380 1923).
17. J. METSELAAR, Erfelijkheid van duivenkleuren. (*Kleinveeteelt* no. 166 IV, p. 175 1923).
18. CHR. WRIEDT und W. CHRISTIE, Zur Genetik der gesprenkelten Haustaube. (*Zeitschrift für Inductive Abstammungs- und Vererbungslehre*. Band XXXVIII, Heft 4. p. 271. 1925).
19. R. C. PUNNETT, *Heredity in poultry*. 1922.
20. M. J. SIRKS, *Handboek der algemeene Erfelijkheidsleer* 1922.

## SUMMARY

These investigations have been carried out exclusively with carrier-pigeons. As to their colours two main groups may be distinguished, to wit, the group of the red pigeons and the group of the black ones. Animals belonging to the first group possess in one form or another, red pigment, those belonging to the second group possess black pigment or one or other of its closely related derivatives (LLOYD-JONES).

My results confirm the conclusion of NUTTALL that red is dominant to black. To indicate the presence of this dominant red character the symbol A, proposed by COLE, is used. This character shows sex-linked inheritance (COLE) and as ♀ is the heterozygous sex in pigeons, red females are always Aa, whereas red males are either AA or Aa. Some experiments of other investigators have shown the existence of red pigmentation which is recessive to black. COLE suggests that this recessive red (R) is the fundamental colour of all pigeons. Black (B) is supposed to be epistatical to R and the action of A is considered to be inhibition of the action of B. Consequently a dominant red pigeon is characterized by the factors A, B and R. However, A may not be considered as merely inhibiting the development of black pigment, as recessive red pigeons and dominant red ones are clearly different. Recessive red pigeons show a uniform red colour, dominant red ones show a mealy colour on tail and quillfeathers, eventually rather bluish, whereas the red colour is more intense and warmer.

Pigeons belonging to the black (B)-series may differ in colour-pattern. The following patterns are distinguished: black, black-bluetail (reversionary blue of STAPLES-BROWNE) dark blue check, light blue check, sooty and blue. Black-bluetail, dark blue check, light blue check sooty and blue have a bluish tail with black terminal band in common and differ as to the design of the wing coverts. Black pigeons are characterized by a self-coloured black all over the body.

My experiments have shown that self-coloured black is dominant to

other patterns of the black-series. The equal distribution of black pigment is supposed to be caused by a factor S.

Black blue-tail is dominant to the other members of the series differing from dark blue check in only one factor, T. Dark blue check (factor Cd), in its turn, is dominant to light blue check (Cl), sooty (Gh) and blue (c); light blue check is dominant to sooty (Gh) and blue (c), and, finally, sooty (Gh) to blue (c). Thus blue is recessive to all other patterns of the black series.

SARAH VAN HOOSSEN—JONES concluded from her experiments, that these factors represent an epistatical series whereas the present author is of the opinion that her results as well as his own ones evidently show that the factors T, Cd, Cl, Gh and c build up a series of multiple allelomorphs. Selfcoloured black, however, is epistatical to all other patterns of the black series. Thus a black pigeon, may be represented by the formula SS (or Ss) XX, wherein X represents one of the factors T, Cd, Cl, Gh and c; a black blue-tail may be ssTX, where X is one of the factors Cd, Cl, Gh and c, etc. Blue is always sscc.

A consequence of this suggestion is, that from crosses in which black is involved no more than 4 types can possibly appear. From the mating of two black blue-tails, two dark blue checkers, two light blue checkers or two sooty's, no more than two types can appear in F<sub>1</sub>, and from the mating of blues only blues are expected. The mating of two animals of different pattern (black-selves excluded) may produce no more than three different types; a blue pigeon, when mated to one of the other patterns (black excluded), may give rise to no more than two patterns.

The results of SARAH VAN HOOSSEN—JONES as well as those of the present author are in perfect agreement with this supposition.

The same colour-patterns as described for the black series are found in the red (A) series, to wit, dark red (S), red (T), dark red check (Cd), light red check (Cl), red-sooty (Gh) and mealy (cc). The relation of the factors is the same as in the black series.

Another character investigated is the so-called dirty colour. The presence of this character (factor V) behaves as a simple mendelian dominant to its absence (v).

In the black series (B) the presence of the factor V manifests itself most clearly in blues, sooty's, and lightblue checkers, and gives the animal a somewhat dirty appearance, So we distinguish a dirty-blue

(VV) or Vv) from a lightblue (vv), a dirty light blue checker from a light blue checker, etc. In the red series (A) the presence of V causes a bluish shade in tail and wingfeathers, which, in vv-animals, are grayish.

An other group of colours is known as gray in the black (B) series (grizzle), as reddish gray in the red series (A). The group differs from the normal black and red series in only one factor (G) which is dominant to its absence (g). This factor is to be considered as a partial inhibitor of pigment. Red (A) is more strongly inhibited than black (B). Thus reddish gray animals show more white than do gray ones.

Within the gray series the same colour patterns are known as in the black series. A barless gray has been bred which is comparable to the red barless described by SARAH VAN HOUSEN—JONES.

BONHOTE and SMALLEY suggest that the gray colour is caused by a combination of three factors, B (blue), W (white), and G (gray). They suppose that W and G are linked in their inheritance. Reddish gray (mealy) is gray wherein the white component has been partly or wholly replaced by red. They conclude that gray is dominant to blue and blue check, though the heterozygous gray-blue checker can easily be recognized from pure grays.

It seems probable that the grays of BONHOTE and SMALLEY possess one or more other factors, perhaps V; probably also they were able to distinguish between mealy (AAcc or Aacc) and reddish gray (AAGGcc).

Pigeons that show pure white feathers are called motled. Matings of two non-motleds gave motled as well as non-motled offspring. The same holds true for the mating of two motled pigeons.

COLE suggests that several dominant factors ( $W_1$ ,  $W_2$ , etc. . . . .  $W_n$ ) locally inhibit the production of pigment.

In order to explain his own results the present author proposed an undetermined number of factors ( $K_1$ ,  $K_2$  . . . .  $K_n$ ) in the presence of all of which the animal will be fully coloured, if no other inhibiting factors are present.

Pigeons of genotypes  $k_1k_1 K_2k_2$  and  $K_1k_1 k_2k_2$  will be motled. When these two types are mated, among their offspring some  $K_1k_1 K_2k_2$  (non-motled) may appear. On the other hand the mating of two non-motled pigeons e.g.  $K_1k_1 K_2k_2 \times K_1k_1 K_2k_2$  may produce some offspring of the genotype  $k_1k_1$  or of the genotype  $k_2k_2$ , which are mottled. We have supposed here that motling is recessive (determined by homozygosity for  $k_1$  for instance). The existence of dominant motling, however, is suggested



by other investigators, The fact, however, that motled pigeons, (reared from non-motled parents, motling in this case evidently being a recessive character) gave rise, when mated to one another, to non-motled as well as motled offspring, seems not to point to the existance of dominant as well as of recessive motling.

THE F<sub>1</sub> PROGENY RESULTING FROM CROSSING  
*COPROSMA PROPINQUA* ♀ WITH *C. ROBUSTA* ♂

by H. H. ALLAN

(The Agricultural High School, Feilding, N. Z.)

(Received May 20th, 1926)

In a previous publication <sup>1)</sup> evidence was brought forward as to the hybrid origin of the series of forms usually referred by New Zealand botanists to *Coprosma Cunninghamii* Hook. f. When publishing his species, HOOKER <sup>2)</sup> had said of it, "an extremely variable plant, perhaps a form of *C. robusta*, but very different-looking, with much smaller, narrower, leaves, sessile flowers, and smaller fruit". But, as shown in my paper, field evidence shows that wherever *C. robusta* and *C. propinqua* occur together, there will almost always be found to occur a series of forms linking the two together, which bear all the signs of being a swarm of hybrids. Further it was pointed out that to rely upon the „translucent fruit" to separate out *C. Cunninghamii* is quite an arbitrary procedure. Evidence in favour of the hybrid theory was also adduced from a study of the offspring of a female plant of *C. propinqua* growing in Mr. ATKINSON'S garden (Feilding) in company with *C. robusta*, but where *C. propinqua* ♂ is absent.

The matter has now been further put to the test by artificially, pollinating an individual wild *Coprosma propinqua* with pollen from *C. robusta*. Before flowering time a branch of the female plant was enclosed to prevent access of pollen, and at a suitable period pollen from the male parent was introduced. A number of the female flowers enclosed failed to develop fruit, but whether this was due to their „refusal" of the pollen, to their failure to receive pollen, or to their being in an

---

<sup>1)</sup> H. H. ALLAN, 1924. On the Hybridity of *Coprosma Cunninghamii* Hook. f. *New Zealand Journal of Science and Technology*, vol. 6, p. 310.

<sup>2)</sup> J. D. HOOKER, 1867. *Handbook of the New Zealand Flora*, p. 113.

unsuitable state of ripeness, was not ascertained. From the fruit collected there were secured 49 hybrid plants, of which 20 are robust, the



FIG. 1. Right above: *Coprosma robusta* ♂ Right below: *C. propinqua* ♀. Left: Specimen of the F<sub>1</sub> generation of the hybrid.

remainder rather weak. Of the plants 10 males and 9 females sparingly flowered in their second year (October 1925) and were allowed to inter-

pollinate. A small crop of fruit is now ripening (March 1926). Some 50 of the plants from Mr. ATKINSON'S garden (see *loc. cit.* 1924, p. 313) were retained and planted out. These are wholly comparable with the artificially raised plants, and of these all males were destroyed on the first signs of budding. The remainder have now also been discarded.

On a general view the hybrids are seen to be of a very uniform character, as is to be expected in  $F_1$ . They closely resemble certain wild forms of *Coprosma Cunninghamii*, and would unhesitatingly be ascribed to that „species” by a taxonomist unacquainted with their origin. A comparison between the hybrids and the parents is given in the table on pp. 158, 159; while the hybrids are very closely similar to one another, there are certain differences. The weaker growth, less luxuriance of foliage, and laxer habit of many of the plants may in part at least be correlated with different degrees of damage in transplanting, and subsequent slight differences in growing-place. These weaker plants showed a very marked development of anthocyanin pigments in the winter months. Of the robust plants 18 are of the semi-divaricating habit, and 2 show a nearer approach to the virgate condition. Several have foliage of a somewhat lighter-green than the others. This points to the parent plants or either of them not being completely homozygous — as was to be expected, but this does not affect the main point I am endeavouring to establish, that forms hitherto classed as the „species *Coprosma Cunninghamii* are really only certain forms selected from the diverse progeny of the cross I suggest.

During the past season I have attempted the crosses: *Coprosma propinqua* ♂  $\times$  *robusta* ♀, and *C. propinqua* ♂  $\times$   $F_1$  generation ♀. Fruit has sparingly set in both cases, and these, along with the  $F_2$  progeny of the original cross, should throw further light on the mixed populations found in the wild state.

	<i>Coprosma robusta</i> ♂ Parent	♂ F <sub>1</sub> Hybrids	♀ F <sub>1</sub> Hybrids	<i>Coprosma propinqua</i> ♀ Parent
<b>GROWTH-FORM</b>	Stout erect shrub, with spreading branches. Ultimate branches ± 4 mm diam. soft, glabrous, shining, light brown with purple flecks, diverging at angle of 35° to 45°.	Rather rigid semi-divaricating shrubs; some weaker, rather lax and spreading; rarely semi-virgate. Ultimate branches as in ♂ parent, but ± 2 mm. diam., and sometimes slightly scurfy, diverging at angle of 35° to 45°; some diverging at ± 60°.	Rigid densely divaricating shrub. Ultimate branches slender, wiry, puberulous with scurfy scales, ± 1 mm diam., lacking purple flecks, duller brown, diverging at angle of 80° to 90°.	
<b>LEAVES: size</b>	± 9 to 12 cm. by ± 4 to 6 cm.	± 1.5 to 2.5 cm. by ± 4 to 6 mm.	± 8 to 12 mm. by ± 1.5 to 2.5 mm.	
<b>shape</b>	elliptic-oblong, acute.	linear-lanceolate to linear-oblong, subacute.	narrow linear-oblong, obtuse.	
<b>venation</b>	distinct above and below, finer reticulations visible below.	obscure above, ± distinct below, finer reticulations not visible below.	not visible above, mid-vein only distinct below.	
<b>petiole</b>	short stout, somewhat flattened above.	short, slender, flattened.	very short, slender, flattened.	
<b>domatia</b>	distinct at bases of main lateral veins.	distinct, or obscure, or lacking.	obscure or lacking.	

	<i>Coprosma robusta</i> ♂ Parent	♂ F <sub>1</sub> Hybrids	♀ F <sub>1</sub> Hybrids	<i>Coprosma propinqua</i> ♀ Parent
LEAVES ( <i>Cont</i> )				
stipules	large, broadly triangular tipped with purple mucro	smaller, broadly triangular, tipped with purple, mucro.	smaller, broadly triangular, tipped with purple, mucro.	still smaller, triangular, without purple mucro.
colour	dark green, glossy, above; light green below.	darker green, glossy, above (rarely almost as light as in ♂ parent); paler green below.	darker green, glossy, above (rarely almost as light as in ♂ parent); paler green below.	very dark green, glossy, above; paler green below.
INFLORESCENCES	large compound cymes bearing dense many- flowered clusters in the leaf-axils.	small cymes forming 2—5 flowered clusters terminating arrested lateral branchlets.	solitary, or in 2—5 flowered clusters terminating arrested lateral branchlets. Rarely in ± 8 flowered clusters.	solitary, or occasionally in 2-flowered clusters, terminating arrested branchlets.
FLOWERS				
Involucre.	well developed, each cluster bearing involu- cels.	distinct, but parts small- er than in ♂ parent.	as for ♂ hybrids.	distinct, but more re- duced than in hybrids.
Calyx	minute, 4-toothed, teeth very small.	very minute or wanting or 4-toothed.	distinct, tubular, dis- tinctly 4-toothed.	distinct, tubular, dis- tinctly 4-toothed, rather smaller than in hybrids.
Corolla	campanulate, ± 6 mm. long in bursting bud anthers ± 3.5 mm. long.	campanulate, ± 5 mm. long in bursting bud anthers ± 3.5 mm. long.	campanulate, lobes ± 3 mm long. styles ± 8 mm. long rarely three present	campanulate, lobes ± 2.5 mm. long. styles ± 6 mm. long.

	<i>Coprosma robusta</i> ♂ Parent	♂ F <sub>1</sub> Hybrids	♀ F <sub>1</sub> Hybrids	<i>Coprosma propinqua</i> ♀ Parent
FRUIT			drupes ± 7 mm. by ± 5 mm. a) cream, semi-translucent, flecked with blue b) yellowish, semi-translucent, very few blue flecks.	drupes ± 6.5 mm. by 4 mm. oblong-globose, cream ground, deeply stained blue.

# KWEEKPROEVEN MET EENJARIGE VORMEN BINNEN LINNÉ'S SOORT HYOSCYAMUS NIGER

(Met 51 figuren en een gekleurde plaat)

door

W. A. GODDIJN

## INHOUD

EERSTE HOOFDSTUK.	INLEIDING . . . . .	162
TWEEDE HOOFDSTUK.	GEGEVENS BETREFFENDE HYOSCYA- MUS NIGER IN DE LITERATUUR .	174
	§ 1. <i>Over de soort en haar synoniemen</i>	174
	§ 2. <i>Over experimenteele gegevens</i> .	190
DERDE HOOFDSTUK.	OVER KULTUUR EN BESTUIVINGS- TECHNIEK . . . . .	195
VIERDE HOOFDSTUK.	OVER HET UITGANGSMATERIAAL .	203
VIJFDE HOOFDSTUK.	OVER DE BEHARING . . . . .	216
ZESDE HOOFDSTUK.	OVER VERTAKTE EN ONVERTAKTE INDIVIDUEEL-TYPEN . . . . .	218
ZEVENDE HOOFDSTUK.	OVER BLOEMKLEUR EN ANTHO- CYAAN-FACTOREN . . . . .	223
ACHTSTE HOOFDSTUK.	OVER STATISTISCHE BLADMETINGEN	236
NEGENDE HOOFDSTUK.	OVER DEN VORM VAN DE VRUCHT- KELK . . . . .	281
TIENDE HOOFDSTUK.	OVER HET ALKALOÏDE-GEHALTE .	301
RÉSUMÉ . . . . .		323
LIJST VAN GECITEERDE LITERATUUR . . . . .		327



## EERSTE HOOFDSTUK

### INLEIDING

Evenals bij zoovele LINNÉ'sche soorten is het ook bij *H. niger* mogelijk door middel van zelfbestuiving een aantal vormen te kweken, die een zekeren graad van constantheid bezitten. Elk individu, hetzij afkomstig uit de vrije natuur, hetzij van een kultuurveld, kan het uitgangsmateriaal zijn voor een afzonderlijke vormenreeks. Kleine verschillen tusschen afzonderlijke individuen komen in de nakomelingen groepswijze veel sterker tot uitdrukking. De verschillen worden daardoor wel is waar niet grooter, maar de demonstratie „en masse" spreekt sterker tot den waarnemer. Voortgezette selectie van kleine verschillen zal steeds succes kunnen hebben, totdat het homozygote stadium bereikt is.

Men zou kunnen trachten min of meer homozygoot gekweekte vormen te gaan ordenen tot microspecies, variëteiten, enz., maar het nut hiervan is zeer gering. Niet alleen wordt de soort daardoor opgelost in talloos vele vormen of vormen-groepjes, maar de kruisings-mogelijkheden daartusschen zijn zóó groot, dat alle mogelijke overgangen realiseerbaar zijn. Indien men in de „soort" of een onderdeel daarvan een zuiver constanten vorm wenscht te zien, moet men er toe komen slechts dié vormen daartoe te rekenen, welke volkomen homozygoot geworden zijn. Deze consequentie van de erfelijkheidsleer is reeds getrokken door LOTSY (cf. a.o. 1916, p. 27, Linneon, Jordanon, Species).

Dewaarde van het soortsbegrip hangt in hooge mate af van het standpunt, van waaruit men dit zoo moeilijk te definieeren begrip beschouwt. De systematicus weet de grenzen van de soort en onderdeelen te bepalen op grond van zijn vormenkennis, in hoofdzaak door vergelijking van morphologische kenmerken, meestal aan gedroogd herbariummateriaal. Zijn soortsbepaling is autonoom en apodictisch. Niemand heeft voorzeker het subjectieve element in de soortsbepaling zoo sterk

uitgedrukt als BAILEY (cf. DIELS 1920) in zijn definitie(?) van de soort: „The species is the unit in classification, designating an assemblage of organisms, which in the judgement of any writer is so homogenous, that it can be conveniently spoken of as one thing.”

Maar men stelt aan de soort naast praktische ook theoretische eischen. Er is iets tweeslachtigs in de soortsopvatting der systematici. Eenerzijds wil men in de soort iets variabels zien, waardoor het verband met andere vormen open blijft (bijv. phylogenetisch verband), terwijl men anderzijds de constantheid der specieskenmerken, althans binnen zekere grenzen, blijft veronderstellen. DIELS (1920, p. 161) meent dan ook, dat men in de species geen realiteit maar een abstractie heeft te zien, en dat „die Art und alle anderen systematischen Kategorien nicht in der Natur gegebene Realitäten, sondern nur menschliche Begriffe sind.” De auteur voegt er aan toe: „Alle Versuche, irgendwelche Kategorien als real zu erweisen sind gescheitert.” Zelfs binnen de grenzen van de soort moet men niet trachten het begrip variëteit in genetischen zin te begrenzen: „Die trennbaren Formen müssen einzeln unterschieden werden und als lauter Varietäten einzeln und gleichberechtigt angeführt werden. Der Begriff der Varietät dabei genetisch oder sonst irgendwie einzuengen ist niemals gelungen und sollte daher künftig nicht wieder versucht werden.”

Deze uitspraak van systematisch bevoegde zijde laat ten aanzien van het soortsbegrip geen ruimte over voor gegevens van genetischen aard. De soortsbepaling staat daarbij op zuiver speculatieve basis en zal in laatste instantie tot niets meer kunnen leiden dan tot een classificatie en catalogisering van het plantenrijk, zonder genetisch verband.

Van een genetisch standpunt bezien is de soortsvraag een probleem! Hoe en waarom bepaalde individuen in grotere of kleinere groepen bijeen behooren, is in een apodictische soortsbepaling niet gegeven. Morphologische overeenkomst behoeft geen bewijs te zijn voor genetische identiteit. Het ware verband tusschen de verschillende vormen van een soort kan slechts langs experimenteelen weg gevonden worden en het inzicht in het soortsbegrip heeft bij dergelijk onderzoek slechts te winnen.

Het is volstrekt niet zeker, dat de oplossing van het soortsprobleem moet gezocht worden in een factoren-ontleding. De hierbij vooropgestelde theorie, waarbij men de eigenschappen van het organisme af-

hankelijk stelt van een aantal, van elkaar onafhankelijke, erfeenheden (genen), is slechts een generalisatie van de hypothese, welke eenvoudige Mendel-verschijnselen verklaart. In den regel betreffen deze verschijnselen enkele, voor de soort bijkomstige, kenmerken; in gecompliceerdere gevallen zijn bijna altijd hulphypothesen noodzakelijk. Maar de theorie geeft een basis, die voor het experiment toegankelijk is! Men kan in de „soort” een abstractie zien, maar de soort als verzameling van individuen, als kruisingsgemeenschap, is iets reëls. De basis dier realiteit ligt zeker voor een belangrijk deel, zoo niet uitsluitend, in de erfelijke constituties.

Eenige toelichting, voornamelijk met betrekking tot de gebezigde terminologie, is niet overbodig.

Mij aansluitend bij de opvattingen van JOHANNSEN (Elemente der exacten Erblchkeitslehre) wensch ik zooveel mogelijk ook zijn nomenclatuur te volgen.

Het beeld van de levende organismen, zooals het zich aan den waarnemer voordoet, is op te vatten als het product der inwerking van uitwendige krachten op de erfelijke samenstelling. Dit beeld is de som van alle waarneembare eigenschappen. JOHANNSEN heeft daarvoor het begrip *phaenotype* ingevoerd. Het *phaenotype* is de resultante van het *milieu* (de uitwendige invloeden) op het *genotype* (de erfelijke constitutie). Het *genotype* is de gegeven combinatie van erfeenheden, genen of factoren genoemd. Aan het begrip *gen*, wordt geen enkele theoretische of reële waarde toegekend, behalve die van erfeenheid.

JOHANNSEN gebruikt den term *phaenotype* in algemeen en beperkten zin, d. w. z. het *phaenotype* kan betrekking hebben op de middenwaarde van een groep individuen, soms ook op een enkel individu. De term *phaenotype* zal hier gebruikt worden in den eersten zin, d. i. in de beteekenis van *middenwaarde*. De reactievorm van *genotype* en *milieu* voor het individu zal *individueeltype*<sup>1)</sup> heeten.

De woorden *type* en *vorm* zullen worden gebezigd als neutrale begrippen, buiten verband met de genetische constitutie.

<sup>1)</sup> Dit woord kan geen verwarring geven, al heeft het woord „type”, hier ook niet de beteekenis van *middenwaarde*, zooals ook in het gewone spraakgebruik vaak voorkomt.

In gevallen, waarin het phaenotype het onmiddellijke gevolg van een bepaalde genotypische samenstelling is te noemen, zou ter onderscheiding van c o n s t i t u t i e - p h a e n o t y p e n gesproken kunnen worden.

Verschillende milieu-invloeden zullen op eenzelfde genotype verschillend inwerken. Het is dus mogelijk, dat eenzelfde genotype zich in verschillende individueel-typen manifesteert, terwijl omgekeerd eenzelfde individueel-type meerdere genotypen kan representeren. In een groep van isogene individuen zijn de individueel-typen te beschouwen als verschillende m o d i f i c a t i e s onder den invloed van het milieu gevormd. Het zijn de v a r i a n t e n van een reeks meestal in elkaar overgaande vormen, waarvan het p h a e n o t y p e de middenwaarde is.

Denkt men zich nu de soort als een verzameling van individuën, dan is daarin niet één enkel, maar een zeer groot aantal genotypen vertegenwoordigd. Elk dier genotypen wordt gerepresenteerd door een varianten-reeks van individueel-typen, welke al of niet met elkaar overeenkomen. De soort is dus een zeer gecompliceerd geheel (een mengsel van b i o t y p e n), waarin door directe waarneming slechts groepen van overeenkomstige individueel-typen kunnen worden onderscheiden. Het beste onderscheidingsvermogen zal in den regel niet meer kunnen doen dan ordenen van individueel-typen.

De vraag, die zich nu voordoet is: wat kan het kultuurexperiment in verband met een phaenotypische soortsgrenzing bereiken?

Een voorstelling door symbolen kan het hier volgend betoog aanzienlijk bekorten. Noemen we de kleinste eenheden van een genotype: c o n s t i t u t i e - e l e m e n t e n en het geheele stel elementen van een bepaald individu de c o n s t i t u t i e. Deze beide termen zijn vrij van iedere andere beteekenis dan door het woord wordt aangeduid. Een constitutie is nooit geheel bekend; het analyseerbare gedeelte van de constitutie is slechts een deel van de totale constitutie.

Stel: C = de totale constitutie,

G = het analyseerbare gedeelte der totale constitutie,

R = het resteerende gedeelte,

dan is:  $G + R = C$ .

Deze R blijft verder buiten beschouwing.

Stel: X = de totale milieu-invloed (d.i. alle mogelijke waarden, die alle denkbare milieu-invloeden kunnen hebben),

dan is  $Gx$  de voorstelling voor elk individu met de constitutie  $G$  onder alle denkbare milieu-invloeden.

$\Sigma (Gx)$  is de formule voor het totaal der individuen van de constitutie  $G$  (identiek met het begrip *b i o t y p e* van JOHANNSEN).

$M (Gx)$  representeert de middenwaarde van alle individuen met dezelfde genotypische samenstelling.

Het zal zelden voorkomen, dat de constitutie  $G$  geheel bekend is; een analyse zal in den regel slechts betrekking hebben op een fragment daarvan. Bij kweek-proeven heeft men bovendien te doen met groepen van individuen, generaties, die onder  $\pm$  gelijke omstandigheden leven.

Stel  $g$  = onderdeel van de analyseerbare constitutie

en  $x$  = partieele milieu-involed, d.i. een deel van den totalen milieu-involed, zooals die op een groep individuen inwerkt,

dan is  $\Sigma (gx)$  de formule voor het totaal der individuen van de constitutie  $g$ , levend onder een bepaalden milieu-involed  $x$ .

$Mgx$  stelt dan voor de middenwaarde van deze groep — het *p h a e - n o t y p e*.

Het symbool  $x$  kan met indices nader worden gepreciseerd; bijv.:  $\Sigma gx^-$  kan een isogene populatie voorstellen onder ongunstige condities,  $\Sigma gx^+$  onder gunstige bestaansvoorwaarden. Voor den specialen milieu-involed voor het individu kan men  $x = i$  stellen. Met  $gi$  wordt dan een sterk afwijkend individueel-type aangeduid.

De constitutie  $g$  kan worden gespecificeerd door het homozygote deel van het heterozygote deel te onderscheiden met cijfersymbolen.

Om de constitutie van een individu aan te duiden zijn algemeen letterteekens in gebruik. Men neemt aan, dat de genen paarsgewijze voorkomen in de zygoten, maar bij de gametenvorming uiteenvallen. De genen-paren of allelomorphen beïnvloeden een bepaald kenmerk of een eigenschap in tegengestelden zin. Het domineerende gen wordt aangeduid door een hoofdletter, bijv. **A**, en het bijbehorende recessieve gen door **a**. De beide homozygote combinaties zijn **AA** en **aa** en representeren verschillende constitutie-phaenotypen. De heterozygote combinaties **Aa** en **aA** zijn identiek en representeren eenzelfde constitutie-phaenotype.

Bij de in deze verhandeling gevolgde voorstellingswijze van GOETHART zijn de letterteekens vervangen door cijfersymbolen en worden de zygoten-combinaties met één enkel cijfer teken aangeduid. Uit dit

systeem zal hier alleen het belangrijkste worden uiteengezet, voor zover dit noodzakelijk is voor het betoog en het goed begrip van de gevallen, waarin het is toegepast <sup>1)</sup>).

Terwille van de gekozen symbolen worden de in zygoten vereenigde, bij elkaar behorende, recessieve of dominante erfeenheden niet als afzonderlijke factoren beschouwd, maar opgevat als homozygote of heterozygote toestanden van eenzelfde constitutie-element.

$$I = \text{dominant} \quad , \quad o = \text{recessief}.$$

De daaruit mogelijke combinaties zijn:  $oo$ ,  $oI$ ,  $Io$  en  $II$   
overeenkomend met:  $aa$ ,  $aA$ ,  $Aa$  en  $AA$ .

Stellen deze combinaties individuen voor,

dan worden ze geschreven:  $o$ ,  $\Phi$ ,  $\Phi$ , en  $I$

$\Phi$  is dus een symbool voor een heterozygoot individu ( $aA$  of  $Aa$ ).

Stellen deze combinaties de splitsingsproducten voor van een  $F_2$ -generatie, dan worden ze met een enkel cijfertekken aangeduid; n.l.

**0, 2, 1.** Het zijn dus groepen van individuen, waarin

**0** beteekent den homozygoot-recessieven toestand,

**1** " " " dominanten toestand,

**2** " " heterozygoten toestand, hetzij dominant, hetzij intermediair.

Het cijfer 2 geeft tevens aan, dat de heterozygoot in twee individuen voorkomt.

De  $F_2$ -generatie verkregen van den heterozygoot  $\Phi$  ( $= Aa$ ) kan nu worden voorgesteld door de splitsingsproducten  $\begin{smallmatrix} 0 \\ 1 \\ 2 \end{smallmatrix}$ .

Deze schrijfwijze laat zien:

I. het aantal individuen;  $I$  = de som der cijferwaarden (waarbij  $0 = 1$  is te berekenen); — in dit geval 4.

II. het aantal genotypen;  $G$  = de som der cijfertekken; — in dit geval 3.

III. het aantal constitutie-phaenotypen;  $P$  = het aantal étages in de formule; in dit geval 3.

<sup>1)</sup> Over de vervanging van lettersymbolen door cijfertekken, reeds jaren door ons toegepast en door Dr. GOETHART tot een systeem uitgewerkt, zal een afzonderlijke publicatie verschijnen. Van dit systeem wordt hier met goedvinden van Dr. GOETHART gebruik gemaakt; wijziging der hier gebezigde symbolen blijft den ontwerper voorbehouden.

In de formule  $\frac{0}{2}$  is verondersteld, dat de heterozygote toestand intermediair zal zijn. Is de heterozygote toestand phaenotypisch gelijk aan den dominanten toestand, dan wordt geschreven  $\frac{0}{12}$ . Het aantal individuen en genotypen blijft gelijk, maar  $P = 2$ .

Dezelfde schrijfwijze is toepasbaar op meervoudige heterozygoten.

Een tweevoudig heterozygoot individu wordt in de algemeen gangbare voorstellingswijze geschreven  $Aa Bb$ . De verschillende letters, die den aard der factoren beduiden, worden nu vervangen door de plaats van eenzelfde symbool in de formule.  $Aa Bb$  wordt geschreven:  $\Phi \Phi$ . De formule voor de  $F_2$ -generatie wordt:

I als de heterozygoot voor beide factoren intermediair is:  $\frac{0}{2} \frac{0}{2}$ ,

waaruit volgt:  $I = 4^2 = 16$ ;  $G = 3^2 = 9$ ;  $P = 3 \times 3 = 9$ .

II als de heterozygoot voor beide factoren dominant is:  $\frac{0}{12} \frac{0}{12}$ ,

waaruit volgt  $I = 16$ ;  $G = 9$ ;  $P = 2 \times 2 = 4$ .

III als de heterozygoot voor één van beide factoren intermediair,

voor de andere dominant is:  $\frac{0}{2} \frac{0}{12}$  of  $\frac{0}{12} \frac{0}{2}$ , waaruit volgt

$I = 16$ ;  $G = 9$ ;  $P = 3 \times 2$  of  $2 \times 3 = 6$ .

Alle meervoudig heterozygoten kunnen op dezelfde wijze worden geanalyseerd. Ter illustratie nog een voorbeeld van een willekeurig gekozen 5-voudige heterozygoot:

$\frac{0}{2} \frac{0}{12} \frac{0}{2} \frac{0}{12} \frac{0}{2}$  levert:  $I = 4^5 = 1024$ ;  $G = 3^5 = 243$ ;  $P = 3 \times 2 \times 3 \times 2 \times 2 = 72$ .

Alle constituties, benevens hun aantallen, in een  $F_2$ -generatie kunnen worden afgelezen uit de formule. De eenvoudigste wijze om een overzicht van alle constituties te verkrijgen is een trichotomische tabel. Zulk een tabel voor een tweevoudige heterozygoot,  $\frac{0}{2} \frac{0}{2}$ , is in te richten als volgt:

1e element	2e element	genotype	individuen
0	0	00	1
	1	01	1
	2	02	2

1e element	2e element	genotype	individuen
1	0	1 0	1
	1	1 1	1
	2	1 2	2
2	0	2 0	2
	1	2 1	2
	2	2 2	4

Deze tabel zal toepassing vinden op CORRENS' *Hyoscyamus*- onderzoek (zie hoofdstuk II § 2)

Deze voorstelling van constitutie-elementen laat zich ook toepassen als index voor de constitutie g.

$g \frac{0}{2} 1$  geeft aan dat een aantal constitutie-elementen in heterozygoten toestand voorkomen.

$\Sigma g.0.1.2 x$  wordt dan de formule voor een  $F_2$ -generatie.

Voor de vereenvoudiging van de voorstelling kan nu van  $x$  worden afgezien.

$g \frac{0}{2} 0.1.1$  beduidt, dat de constitutie-elementen voorkomen in bepaalde verhoudingen als recessief, dominant en heterozygoot.

Het homozygote deel is van het heterozygote deel te scheiden door te schrijven  $l g \frac{0}{2} 0.1. m g \frac{0}{2} 1$ , waarin  $l$  beteekent het aantal homozygote constitutie-elementen,  $m$  het aantal heterozygote constitutie-elementen. Neemt men deze formule aan voor de stamplant van een reeks door zelfbestuiving verkregen, opeenvolgende generaties, dan moet het gedeelte  $l g \frac{0}{2} 0.1$  (de homozygote constitutie-elementen) het constante deel der constituties blijven; het heterozygote gedeelte,  $m g \frac{0}{2} 1$ , zal aanleiding moeten geven tot het afsplitsen van homozygote combinaties. Een individu uit de  $F_1$ -generatie van de stamplant kan worden weergegeven door de formule  $(l + k) g \frac{0}{2} 0.1 (m - k) g \frac{0}{2} 1$ , waarin  $k$  voorstelt het aantal constitutie-elementen, dat van heterozygoot homozygoot geworden is. Wanneer de keuze van de moederplant voor elke volgende generatie een volmaakt toevallige is, d. w. z. wanneer niet wordt geselecteerd, zal  $m$  voortdurend kleiner worden, totdat  $m - k = 0$ , m.a.w.



alle constitutie-elementen in homozygoten toestand zijn gekomen.

Men zou nu kunnen meenen, dat het geschetste procedé een lange reeks van zelfbestuivingen zou vorderen, voordat het eindstadium bereikt is. Men kan uitgaande van een n-voudige heterozygoot het percentage heterozygoten voor elke volgende generatie berekenen — en de rol welke het toeval bij de keuze (sic) van de moederplanten speelt door een loterij imiteeren. Een proef van dezen aard, waarop hier niet nader wordt ingegaan, uitgevoerd door Dr. GOETHART, heeft geleerd, dat het homozygote stadium werd bereikt uitgaande van

een	5-voudige heterozygoot in gemiddeld	3 zelfbestuivingen
een 10-	„ „ „ „	3 à 4 „
een 20-	„ „ „ „	4 à 5 „
een 100-	„ „ „ „	7 „

Praktisch zal de analyse van een soort moeten zijn een phaenotypen-analyse. Het phaenotype is wel een functie van het genotype, maar een stricte parallel laat zich niet trekken; de functie is variabel. Men kent in den regel de milieu-invloeden niet, die op de ontwikkeling van het individu hebben ingewerkt; eenzelfde genotype kan zich in verschillende phaenotypen manifesteren. Het onderscheiden van phaenotypen in systematischen zin („vormen”) is dus een zuivere classificatie, en de soortbeschrijving geeft een zeer onvolledig beeld van het totaal der kenmerken.

Bij kulturexperimenten kan men individuen en groepen van individuen onder ongeveer gelijke omstandigheden kweken. Men kan trachten phaenotypisch zuivere vormen te isoleeren. Onverschillig of men van een biotype, dan wel van een gemengde populatie uitgaat, steeds zal men voor een bepaald kenmerk een gemiddeld type (phaenotype) kunnen bepalen, waar omheen de overige individueel-typen zich als varianten groepeeren. Men kan uitgaande van bepaalde individueel-typen, door zelfbestuivingen en kruisingen zich een oordeel trachten te vormen omtrent phaenotypische verschijnselen, welke voor een bepaald kenmerk onder de gegeven kultuurvoorwaarden zijn waar te nemen. Selectie speelt dan niet de rol van het toeval, want met de keuze van moederplanten op een bepaald kenmerk wordt tevens gekozen op een onderdeel der constitutie, hetwelk geacht wordt dit kenmerk te beheerschen. Berust het kenmerk op enkel homozygote constitutie-elementen, dan zal door toepassing van het principe der „reine

Linien" van JOHANNSEN, het constante karakter van dit kenmerk zijn aan te toonen. Heeft men met discrete varianten te doen, dan zal het werk voor de analyse eenvoudiger zijn dan bij klasse-varianten, waarbij men op het verzamelen van statistische gegevens (indien mogelijk, is aangewezen. Is een kenmerk geheel of gedeeltelijk van heterozygote constitutie-elementen afhankelijk, dan zijn a priori geen veronderstellingen te maken. Wanneer men over voldoende feitenmateriaal beschikt kan men trachten een verklaring te zoeken, welke de feiten dekt, door aan de constitutie-elementen in hun verschillende toestanden een bepaalde phaenotypische functie toe te kennen.

Het verzamelen van feiten is voorloopig misschien wel het belangrijkste werk. Wanneer een volkomen analyse van één enkele constitutie nog onuitvoerbaar is, valt aan een genotypische analyse van de soort nog niet te denken.

Het hier te behandelen onderzoek heeft geen systematische in-deeling van het kultuur-materiaal, noch een zuiver genetische analyse van enkele individueel-typen ten doel gehad.

Het moet worden beschouwd als een poging om genetische begin-selen toe te passen op het soortsbegrip, in casu van *H. niger*. Men zou kunnen spreken van een phaenotypische soortsanalyse, indien daar-onder verstaan wordt: het onderscheiden van phaenotypen voor af-zonderlijke kenmerken (betrekking hebbende op het individu als ge-heel, of op afzonderlijke organen) om na te gaan:

1°. in hoeverre phaenotypisch waarneembare verschillen modifi-ceerbaar zijn, d.w.z. hoe ver de grenzen der individuele variatie zich uitstrekken (phaenotypische variabiliteit),

2°. (indien mogelijk) in hoeverre bepaalde kenmerken van bepaalde constitutie-elementen afhankelijk moeten worden gesteld (genotypi-sche diversiteit<sup>1)</sup>).

De uitgebreidheid van het programma en de vormenrijkdom van het materiaal brachten mede, dat het slechts een orienteerend onderzoek kon zijn. Moeilijkheden bij het kweken van tweejarige vormen maak-ten, dat de experimenten tot de eenjarige vormen beperkt moesten blijven. Naast morphologische kenmerken is ook het alkaloïde-gehalte in dit onderzoek betrokken geweest, voornamelijk met het oog op een

<sup>1)</sup> HAGEDOORN (1921; 1924, p. 411) gebruikt in dezen zin den term „potentielee variabiliteit". Ik neem den term „diversiteit" van LORTSY over. Het is beter het begrip „variabiliteit" niet op de constitutie te betrekken.

mogelijken samenhang tusschen alkaloïde-gehalte en phaenotypisch te onderscheiden vormen.

In kulturen (s t a m g r o e p e n) verkregen uit zaad van verschillende herkomst werden individueel-typen (s t a m p l a n t e n) uitgekozen, waarvan overeenkomstige kenmerken door verschillende generaties in hun phaenotypisch gedrag werden bestudeerd. Om alle generaties van één enkele stamplant in één genealogisch begrip samen te vatten, is het woord c l a n <sup>1)</sup> gebezigd. De aanduiding van groepen, generaties en exemplaren wordt ongewijzigd overgenomen uit mijn aantekeningen, omdat het onderzoek niet „in extenso” gepubliceerd kan worden en verwijzen of teruggrijpen op herbariummateriaal, foto's, teekeningen en becijferingen, welke zich in 's Rijks Herbarium bevinden, daardoor eenvoudiger blijft. Om exemplaren, generaties en groepen aan te duiden werd een schrijfwijze gebezigd, waaruit de herkomst op een gemakkelijke wijze was af te lezen. De kulturen, verkregen uit de ontvangen zaadmonsters, werden s t a m g r o e p e n genoemd en met Romeinsche cijfers geregistreerd: I, II, III, enz. Deze cijfers dienen tevens ter vervanging van de plaats van herkomst; bijv.: II Klagenfurth, III Elburg, V Delft, X Amsterdam, enz. Van deze stamgroepen zal slechts een beperkt aantal besproken worden. De overige hebben voor dit onderzoek minder belang, of omvatten tweejarige *H. niger*-vormen, of andere soorten van het genus *Hyoscyamus*. Bepaalde individuen in de stamgroepen werden aangeduid door een achtergevoegd plantnummer. Bijv.: II 7. Werd van deze plant een nakomelingschap gekweekt in opeenvolgende generaties, dan is II 7 zoowel een aanduiding voor de s t a m p l a n t, als de daaruit gekweekte clan. De eerste generatie van de stamplant wordt geschreven II 7 F<sub>1</sub>, een bepaald individu van deze generatie is weer door een nummer aangeduid, bijv.: II 7—290. De tweede generatie, waarvan no. 290 de moederplant is, wordt dan II 7—290 F<sub>2</sub>; een exemplaar uit deze

<sup>1)</sup> Het woord „clan”, oud Iersch „cland”, kan hier toepassing vinden in analoge beteekenis, welke dit woord heeft gehad om bepaalde Schotsche families aan te duiden. Onder „clan” werd verstaan een geslacht of eenige families, die te samen werden verondersteld van één voorvader af te stammen, (cf. WEBSTER 1866, p. 178). De oorspronkelijke beteekenis van het Keltische woord schijnt te zijn: Offspring, children (cf. SKEAT 1884, p. 112). MURRAY (1893, p. 456) meent, dat de oorsprong van het woord moet gezocht worden in het latijnsche woord „planta”, waarin *k* voor *p* is gesubstitueerd in het Keltisch.

F<sub>2</sub>-generatie werd door een nummer aangegeven, bijv: II 7—290—1, enz.

Aan de behandeling van eigen onderzoek gaat een beschouwing over het soortsbegrip bij *H. niger* vooraf in den vorm van een chronologisch overzicht der synoniemen. In dit overzicht zal hier en daar van eigen ervaringen melding worden gemaakt en voor enkele gevallen naar voorbeelden uit eigen onderzoek worden verwezen.

## TWEEDE HOOFDSTUK

### GEGEVENS BETREFFENDE *H. NIGER* IN DE LITERATUUR

#### § 1. *Over de soort en haar synoniemen*

*Hyoscyamus* was in oude tijden als giftplant bekend. Waarschijnlijk wisten plantenzieken door overlevering en ondervinding verschillende soorten te onderscheiden, maar in de oudere literatuur zijn geen aanwijzingen voor een gedetailleerde kennis van *H. niger*. Naast vele bijzonderheden omtrent het gebruik der *Hyoscyamus*-vormen, vindt men over de kenmerken der planten slechts enkele gegevens, die tot identificatie met erkende soorten kunnen dienen. Men neemt aan, dat in de klassieke periode vier soorten van Bilzenkruid bekend waren: *H. niger* L.; *H. reticulatus* L.; *H. aureus* L. en *H. albus* L., waarvan de laatste de meeste toepassing zou hebben gevonden. (cf. ZORNIG 1909, p. 284; TSCHIRCH 1921, p. 293). Al kan men veilig aannemen, dat in de oudheid meerdere soorten van *Hyoscyamus* bekend zijn geweest, zoo zijn de „geslachten” van DIOSCORIDES en PLINIUS toch niet dan met een zekere mate van waarschijnlijkheid met genoemde LINNÉ'sche soorten gelijk te stellen. DIOSCORIDES (lib. 4. cap. 69)<sup>1)</sup> kent drie „geslachten”, welke

<sup>1)</sup> De text van DIOSCORIDES is voor de kenmerken van *Hyoscyamus* in verschillende uitgaven nagenoeg gelijkiuidend. Vergeleken zijn de edities van MARCUS VIRGILIUS (1529), SARACENUS (1598), SPRENGEL (1829—'30), WELLMANN (1907—'14). Authentieke afbeeldingen bij oude codices zijn mij niet bekend. Volgens de phototypische uitgave van den Codex Julianae door DE KARABACEK (1905) ontbreken juist twee bladen, waarop *Hyoscyamus* moest zijn afgebeeld.

De latijnsche text van SARACENUS (1598) — een woordelijke vertaling van de Grieksche — voor zoo ver deze plantbeschrijving inhoudt, luidt:

„*Hyoscyamus frulex est caules emittens crassos, folia lata, oblonga, divisa, nigra, hirsuta: secundum vero caule continua quasi serie flores prodeunt, tanquam punctorum cytini, scutelis septi seminum plenis, ceu papaveris. Tria porro sunt genera:*

in hoofdzaak worden onderscheiden naar de kleur van bloemen en zaad: 1. met violetkleurige bloemen en zwart zaad, 2. met gele bloemen en geelachtig zaad, 3. met witte bloemen en wit zaad. PLINIUS (lib. 25, cap. 4) <sup>1)</sup> is met de aanduiding van kenmerken nog soberder, maar zijn indeeling berust op die van DIOSCORIDES. Hij kent vier „geslachten” en plaatst naast het eerste van DIOSCORIDES een tweeden, meer algemeen en meer vertakten vorm. Het derde en vierde geslacht van PLINIUS, correspondeeren met het tweede en derde geslacht van DIOSCORIDES. SIBTHORP (1819 t. 231. 230) heeft het tweede geslacht van DIOSCORIDES geïnterpreteerd als *H. aureus*, het derde als *H. albus*. In overeenstemming hiermee is de commentaar van SPRENGEL: 1. *H. reticulatus*, 2. *H. aureus*, 3. *H. albus*. Dienovereenkomstig zou *H. niger* aan DIOSCORIDES onbekend zijn geweest. Het is echter niet ondenkbaar, dat onder het eerste geslacht met het zwarte zaad en de purperen bloemen zoowel vormen van *H. reticulatus* als van *H. niger* werden begrepen. Beide soorten hebben eenige oppervlakkige overeenkomst en de onderscheiding van PLINIUS’ beide eerste geslachten zou dan als een splitsing van DIOSCORIDES’ eerste geslacht in deze beide soorten zijn op te vatten.

Er zijn voor dergelijke identificaties slechts waarschijnlijkheidsgronden, en geen bewijzen aan te voeren. De oude texten bevatten te weinig gegevens daartoe.

De verdeeling in drie of vier „geslachten” blijft in de literatuur bestaan tot aan den tijd van LINNAEUS, en wordt in kruidboeken telkens weer teruggevonden.

De middeleeuwen schijnen weinig te hebben bijgedragen tot de ver-

*Unum siquidem flores profert pene purpureos, folia smilaci proxima, semen nigrum ac cythnos praeduros et spinosos; alterum flores habet luteos, folia et siliquas molliores tenereoresque, et semen subflavum, irionis semini simile. Ambo insania gignunt et soporem, ideoque vix in commune usum recipiuntur Tertia genus quod mitissimum est, adeoque ad medicinam utile, pingue, molle, lanuginosum, candidis floribus ac semine. In maritimis ruderibusque nascitur.”*

<sup>1)</sup> De overeenkomstige plaats bij PLINIUS (conf. a.o. JENSON 1472; PANCOUCKE Tome 15, 1832):

*„Herculi eam quoque adscribunt, quae apollinaris, apud Arabas altercum; apud Graecos vero hyoscyamus appellatur. Plura ejus genera: unum nigro semine floribus paene purpureis, spinosum. Talis nascitur in Galatia. Vulgare autem candidius est, et fruticosius, altius papavere. Tertii semen irionis semini simile: et omnia insaniam gignentia, capitisque vertigines. Quartum genus molle, lanuginosum, pinguis ceteris, candidi seminis, in maritimis nascens; hoc recipere medici.”*

meerdering van de kennis van deze planten, behalve voor de medische toepassing ervan.

Ten tijde van FUCHS en DODONAEUS was de kennis van de *Hyoscyamus*-soorten vermoedelijk niet uitgebreider dan in de oudheid. FUCHS zegt in zijn Duitsche uitgave van het Kreuterbuch (Cap. CCCXXIII, 1543), dat er wel is waar drie geslachten van *Hyoscyamus* beschreven zijn, maar dat er in zijn tijd slechts één bekend is. De afbeelding is belangrijker dan de tekst, en geeft ongetwijfeld een tweejarigen vorm van *H. niger* te zien bij het begin van den bloei: een vertakte plant met dikke stengels, een sterk vertakt wortelgestel, en zittende, grof getande bladeren. In een latere verkleinde uitgave (zakformaat) vindt men de plant terug met den naam *H. flavus* (1545). De figuur is niet identiek met die van het Kreuterbuch, maar toch een soortgelijke afbeelding. Deze afbeelding wordt ook aangetroffen in de Nederlandsche uitgave van FUCHS' Kruidenboek „Den nieuwen herbarius”, waarvan de tekst weer letterlijk is vertaald uit het „Kreuterbuch”.

Blijkens de afbeeldingen van FUCHS kan er geen twijfel bestaan, dat zijn *H. flavus* identiek is met *H. niger*. LINNAEUS citeert den naam in Flora Suecica (1745, p. 65).

Volkomen dezelfde afbeelding van FUCHS' verkleinde uitgave van 1545 is terug te vinden in de eerste uitgave van DODONAEUS' kruidboek (1554, p. 481) met de benaming, *Hyoscyamus niger*. Voor de beschrijving van „swerte Bilsen” zal DODONAEUS wel eveneens uit FUCHS geput hebben; hij is alleen wat uitvoeriger in de beschrijving van de vruchten. Naast *H. niger* beschrijft DODONAEUS nog een geel en een wit Bilzenkruid. Het valt te betwijfelen of in *H. luteus* wel een *Hyoscyamus* moet worden gezien. Het witte Bilzenkruid, *H. albus*, is identiek te stellen met de gelijknamige soort van LINNAEUS.

De latere uitgaven van DODONAEUS' Kruidboek <sup>1)</sup> zijn geen herdruk-

---

<sup>1)</sup> De eerste uitgave van het „Cruideboek duer D. Rembert Dodoens, Medecijn der stad van Mechelen, 1554” is uiterst zeldzaam. Vermoedelijk zijn hiervan maar heel enkele exemplaren bekend, o. a. één in Haarlem en één in Brussel. Volgens een aantekening van M. v. HULTHEM, d.d. Juni 1815, op de eerste pagina van het exemplaar in de bibliotheek van Teylers stichting te Haarlem, zou LINNAEUS deze uitgave niet gekend hebben. Hiermee in overeenstemming is het feit, dat LINNAEUS DODONAEUS niet citeert, terwijl FUCHS in Flora Suecica wordt aangehaald. BAUHIN maakt alleen melding van een Londensche uitgave van DODONAEUS' kruidboek. (VAN HULTHEM was een Belgische bibliophile; zijn verzameling was de voornaamste bron van de „Bibliothèque royale de Bruxelles”).

ken, tekst zoowel als afbeeldingen zijn anders. In de Leidsche uitgave van FRANÇOIS VAN RAVELINGEN (1618, p. 737) en de Antwerpsche uitgave van BALTHAZAR MORETUS (1644, p. 737) vindt men uitvoerige beschrijvingen van *H. niger*, *H. luteus*, en *H. albus*<sup>1)</sup>. De figuur welke *H. niger* voorstelt, is een vruchtdragend exemplaar met zittende, stengelomvattende, ingesneden bladeren en een vertakt wortelgestel. De afbeelding is overgenomen uit CLUSIUS' *Rariorum plantarum historia* (1601, LXXXIII lib. 5).

CLUSIUS is over *H. niger* echter zeer kort en meende met een afbeelding van de plant ter vergelijking met andere soorten te kunnen volstaan, aangezien *H. niger* hem voldoende bekend voorkwam.

BAUHIN (1623, p. 169) rangschikt de hem bekende *Hyoscyami* op een systematische wijze met literatuuropgaven in zeven soorten. De eerste hiervan is *H. vulgaris et niger*, getypeerd met een korte karakter-aanduiding van de bladeren: „*folia integra, dissecta, in lacinias acutas divisa*”. Deze naam wordt door LINNAEUS als synonim voor *H. niger* geciteerd.

Voor vragen van systematischen aard behoeft men de geschiedenis van een soort niet verder te vervolgen dan tot LINNAEUS. Een eigenlijke systematische indeeling van het plantenrijk begint eerst bij LINNAEUS. Beschouwingen over de soort uit de vóór-Linneaanse periode hebben systematisch weinig belang. Het soortsbegrip voor *H. niger* moet volgens den *Index Kewensis* worden gegrond op LINNAEUS' *Species plantarum* (1753, p. 179). De diagnose is zeer kort: „*Hyoscyamus foliis amplexicaulibus*.” Door een enkel karakteristiek kenmerk heeft LINNAEUS *H. niger* van zijn overige soorten<sup>2)</sup> gescheiden. Behalve zijn eigen werken: *Hortus Cliffortianus*, *Flora Suecica*, en *Materia medica*, citeert hij alleen de voor hem recente auteurs ROYEN, DALIBARD en HALLER, en neemt als synonim op de reeds genoemde *H. vulgaris et niger* BAUH.

CRANTZ (1766, p. 325) voegt een nieuw diagnostisch kenmerk aan de soort toe, nl. zittende bloemen. De diagnose luidt: „*H. foliis amplexi-*

<sup>1)</sup> Voor deze drie soorten geldt hetzelfde, wat voor de oorspronkelijke uitgave is opgemerkt. *H. niger* en *H. albus* zijn als LINNÉ'sche species te herkennen — maar *H. luteus* kan geen *Hyoscyamus* zijn.

<sup>2)</sup> De ook thans nog erkende LINNÉ'sche soorten zijn: *H. niger*, *reticulatus*, *albus*, *aureus*, *muticus* en *pusillus*. *H. physaloides* en *scopolia*, zijn bij het geslacht *Scopolia* ondergebracht.



*caulibus, sinuatis, floribus sessilibus*", maar hij noemt de soort *H. officinalis*.

NECKER (1773, p. 122) geeft een volkomen gelijkkluidende diagnose van *H. vulgaris* en daarnaast een korte beschrijving van de bloem. *H. lethalis* in SALISBURY's Prodrum (1796, p. 131) heeft geen beschrijving of diagnose en is slechts een andere naam voor *H. niger* L. WILLDENOW (1797, p. 1010) heeft in zijn editie van LINNAEUS' Species plantarum voor *H. niger* weer woordelijk de diagnose van CRANTZ en NECKER.

Na LINNAEUS wordt het verschil tusschen een- en tweejarige planten waargenomen als iets specifiek verschillends <sup>1)</sup> — en wel het eerst in de meest extreme phaenotypen van de eenjarige vormen, bij *H. pallidus* en *H. agrestis*. Naarmate nieuwe soorten naast een bestaande soort worden opgesteld, moet de diagnose groeien door de verschillenmerken. Zoo moest dan WILLDENOW de diagnose van *H. niger* uitbreiden in zijn Enumeratio plantarum (1809, p. 227) bij het opstellen van de naast *H. niger* staande soort *H. pallidus* W. et K.

Voor *H. niger* wordt nu het verschil opgemerkt tusschen onderste en hooger zittende bladeren: „*H. foliis amplexicaulibus, subsinuatis angulatis, radicalibus pinnatifido-sinuatis, floribus sessilibus, corollis reticulatis*”, terwijl ook het karakteristieke van de eerstejaars rosetten wordt aangegeven: „*Folia primi anni pinnatifido-sinuata, Hungaria*”.

De eenjarige *H. pallidus* W. et K. <sup>2)</sup> is gekenmerkt door de effen gele bloemen, waarin de paarse adering geheel ontbreekt. „*H. foliis amplexicaulibus angulatis, radicalibus angulato-dentatis, floribus sessilibus, corollis unicoloribus*”. Evenals bij alle andere eenjarige *niger*-planten is de bladvorm eenvoudiger dan bij de tweejarige, doordat de insnijdingen over het algemeen minder diep zijn. Habitueel is *H. pallidus* van *H. ni-*

<sup>1)</sup> LINNAEUS en de tot nu toe genoemde auteurs hebben waarschijnlijk alleen de tweejarige vormen voor ogen gehad. Het „type-exemplaar” in het herbarium van LINNAEUS te Londen, waarvan mij een foto werd toegezonden door bemiddeling van den directeur van de „Linnean Society”, bestaat uit een paar fragmenten van een tweejarige plant, afkomstig uit den Hortus Upsaliensis. De eenjarige vormen echter vallen niet buiten de diagnostische kenmerken van *H. niger*: de bladeren zijn zittend, half stengelomvattend.

<sup>2)</sup> WILLDENOW geeft aan: *H. pallidus* WALLST. et KIT. pl. rar. hung. Vermoedelijk heeft hij den naam ontleend aan een exemplaar van WALLDSTEIN en KITABEL. In het werk van W. et K., Plantae rariores hungaricae, komt deze plant niet voor.

*ger annuus* in geen enkel opzicht te onderscheiden; de bloemkleur is het eenige doorgaande verschilkenmerk.

*H. agrestis* KIT., waarvan de naam in de meeste flora's als variëteit is blijven bestaan, werd door SCHULTES (1814, p. 383) benoemd naar een exemplaar van KITAIBEL. SCHULTES schrijft hiervan: „*Einfacher weichhaariger Stängel, sitzende, halb herablaufende, buchtig gezähnte fast unbehaarte Blätter; sitzende Blumen.*” De stengel blijft laag; de in de bladoksels zittende bloemen zijn bleeker en kleiner dan die van *H. niger biennis*; terwijl een zich strekkende inflorescentie niet tot ontwikkeling komt <sup>1)</sup>.

Nu is de beschrijving van SCHULTES een woordelijke vertaling van de reeds 20 jaar vroeger door SCHMIDT (1794, p. 31) gepubliceerde *H. bohemicus*: „*H. caule simplici, pubescente; foliis sessilibus semidecurrentibus, dentato-sinuatis subglabris, floribus sessilibus.*” Over de identificatie van beide vormen ontstaat geen strijd <sup>2)</sup>.

SCHULTES zelf verklaart, dat de beschrijving van SCHMIDT zóó volkomen past op zijn exemplaar, dat hij niet aarzelt beide vormen voor identiek te houden, niettegenstaande SCHMIDT zijn soort als tweejarig aangeeft. Wanneer men eenjarige *H. niger* door cultuur heeft leeren kennen, kan er niet de minste twijfel blijven bestaan, dat SCHMIDT's uitvoerige beschrijving van *H. bohemicus* betrekking heeft op een éénjarige plant. De onvertakte penwortel, de niet zeer hooge onvertakte stengel, de niet tot een „aar” uitgroeïende inflorescentie, de kleinere bleekere bloemen, de geelgroene kleur van de plant zijn even zoo vele kenmerken voor een zeer bepaald habitus-beeld onder de eenjarige vormen.

Merkwaardigerwijze is de naam „*agrestis*” als variëteitsnaam blijven

<sup>1)</sup> Hoewel ik het origineele exemplaar van *H. agrestis* niet heb weten te vinden, heb ik toch uit zeer vele determinaties, vooral van oude herbaria (o.a. van JACQUIN) mij een goed beeld kunnen vormen, van wat men ten tijde van SCHULTES *H. agrestis* noemde. De botanische Musea van Weenen, Berlijn en Brussel bevatten veel, als *H. agrestis* gedetermineerd, materiaal.

<sup>2)</sup> Nòch SCHULTES, nòch SCHMIDT hebben afbeeldingen gegeven. Dr. A. KEISLER te Weenen, was zoo vriendelijk een onderzoek te doen naar afbeeldingen bij de oorspronkelijke beschrijvingen. Hij deelde mij mede, dat van *H. bohemicus* geen afbeelding bestaat in de uitgegeven platen van SCHMIDT's *Flora bohémica*. De niet uitgegeven afbeeldingen schijnen nergens voorhanden te zijn. Ook in Praag kent men ze blijkbaar niet, aangezien CELAKOWSKY in zijn *Prodromus Fl. Böhmens H. bohemicus* niet eens vermeldt.

bestaan voor de eenjarige *H. niger*, terwijl toch aan *H. bohemicus* van SCHMIDT de prioriteit zou toekomen.

Het was nu aanvankelijk nog een vraag of *H. agrestis* en *H. pallidus* als afzonderlijke soorten moesten worden beschouwd, dan wel of ze als variëteiten van *H. niger* waren op te vatten. Eerst blijven beide vormen nog als soort gehandhaafd, maar in lateren tijd worden zij door het meerendeel der floristen en systematici als variëteit aan *H. niger* toegevoegd.

Intusschen was er in Engeland een eenjarige vorm bekend geworden, welke niet geheel identiek met *H. agrestis* kon zijn. SMITH <sup>1)</sup> (1794, p. 131) gaf in SOWERBY, English Botany, een beschrijving van een plant met een eenjarigen penwortel en vertakten stengel. Uit de beschrijving en de afbeelding (l. c. Vol. II tab. 591) blijkt niet, dat de inflorescentie onontwikkeld blijft. Integendeel — SMITH kende krachtig ontwikkelde, vertakte, eenjarige *H. niger*. Hij geeft daaraan ook geen bijzonderen naam. Hetzelfde planttype moet hem voor oogen hebben gestaan bij zijn diagnostiseeren in de Flora Britannica (1800, p. 254): „*Caulis ramosus, teres. Folia alterna, sessilia, oblonga, pinnatifido sinuata. Spicae terminales, simplices, recurvae, foliosae. Flores sessiles*”, etc.

Onafhankelijk van de Engelsche en Oostenrijksche vormen publiceert LEJEUNE (1811, p. 116) ook een nieuwe eenjarige soort, welke hij naast *H. niger* plaatst. Deze *H. verviensis* onderscheidt zich van de gewone tweejarige *H. niger*, door éénjarigheid, eenvoudigen minder forschen bouw en gesteelde vruchtjes: „*Plante annuelle. Feuilles amplexicaules, sinuées, aiguës, velues, à tige presque simple, à calyces pendoncules.*” LEJEUNE cultiveerde beide vormen gedurende eenige jaren en zag, dat beide constant bleven in de door hem aangegeven kenmerken. Hij meende dan ook in zijn eenjarigen vorm een afzonderlijke soort te moeten zien, mogelijk verwant met *H. albus* <sup>2)</sup>. Blijkens exemplaren uit de collectie LEJEUNE in het bot. Museum te Brussel, heeft *H. verviensis* in habitus groote overeenkomst met *H. agrestis*. Het afwijkende kenmerk, gesteelde vruchtjes, is onder de eenjarige vormen van *H. niger*

<sup>1)</sup> In de bibliotheek van TEYLER vond ik de opmerking, dat J. E. SMITH den tekst geschreven heeft bij SOWERBY's English Botany, maar daaraan zijn naam onttrokken heeft tot de voltooiing van het vierde deel.

<sup>2)</sup> LEJEUNE kende *H. albus* niet. Verwantschap met deze soort is uitgesloten. Bij *H. albus* zijn alle bladeren gesteeld, bij *H. verviensis* zittend en stengelomvattend, terwijl blad- en bloemvorm van beide soorten geheel verschillend zijn.

niet zeldzaam, en kan in sommige gevallen constant erfelijk zijn (zie hoofdstuk IX).

De voornaamste systematische gegevens voor *H. niger* zijn nu bekend geworden. Men kent *H. niger*, zoowel twee- als eenjarig en stelt daarnaast een *H. agrestis* en een *H. pallidus*. Belangrijke gezichtspunten komen er van systematische zijde niet meer. Wel worden er nog nieuwe, aan *H. niger* verwante, soorten beschreven, maar deze blijken daarvan zoo weinig te verschillen, dat ze weer in den vormenkring van *H. niger* kunnen worden ingelijfd. Het aantal bijkomstige kenmerken voor de soort neemt wel toe, naarmate meerdere vormen beschreven worden, maar tot een verdere indeeling van de soort komt het niet.

Bij ROEMER en SCHULTES (1819, p. 308) vinden we een samenvatting van de toenmalige opvattingen. *H. niger*, *H. agrestis* en *H. pallidus* zijn afzonderlijke soorten. De diagnose van *H. niger* is genomen uit WALLROTH, Annus botanicus (1815, p. 30) en WILLDENOW Enum. I (1809, p. 227). De plant van SMITH (Flora Britannica, English botany) behoort bij *H. niger*. (*H. verviensis* wordt niet genoemd, vermoedelijk is LEJEUNE's plaatselijke Flora aan de auteurs onbekend geweest). Door deze combinatie werd *H. niger* nu zoowel één- als tweejarig. Wel is er eenige aarzeling te bespeuren in zooverre betwijfeld wordt of de Zweedsche en Engelsche vormen wel identiek zijn met de meer zuidelijke vormen van het continent en het vermoeden wordt uitgesproken, dat de eersten misschien bij *H. agrestis* behooren. *H. agrestis* blijft, vereenigd met *H. bohemicus*, een soort, even goed als *H. pallidus*. Er wordt nog opgemerkt, dat KITAIBEL *H. pallidus* voor een variëteit van *H. agrestis* houdt. WIEGMANN (1823, p. 298) meende door zaaiproeven te hebben aangetoond <sup>1)</sup>, dat dit vermoeden van KITAIBEL juist was.

Uit het werk van ROEMER en SCHULTES blijkt in ieder geval, dat men *H. agrestis* en de eenjarige vorm van *H. niger* niet voor identiek hield! Zeker hebben latere auteurs, die den naam „*agrestis*” gingen toepassen op het begrip eenjarige vorm, in het algemeen zich niet gehouden aan de oorspronkelijke diagnostische kenmerken. *H. agrestis* had een uitgesproken type en men verbond hieraan een bepaald habi-

<sup>1)</sup> Een interpretatie van WIEGMANN's mededeeling kan op grond van CORRENS' onderzoek gegeven worden (zie hoofdstuk II § 2).

tus-beeld van een eenjarige, lage, zwakke, onvertakte, eigenlijk niet tot vollen wasdom komende plant. Zóó vindt men „*agrestis*”, hetzij als soort, hetzij als varieteit in de groote herbaria van Europa gedetermineerd. Verreweg het grootste deel van het materiaal van „*agrestis*” bestaat uit kleine, lage, onvertakte, armelijke plantjes, die geen behoorlijke bloeias maken. De botanici hebben hierin een van *H. niger* specifiek onderscheiden vorm gezien.

In verband met eigen waarnemingen meen ik te mogen afleiden, dat de aldus bedoelde, oorspronkelijke, *H. agrestis* niets anders is, dan een depauperate vorm, een modificatie dus, geheel door uitwendige omstandigheden veroorzaakt. De *agrestis*-modificatie ontstaat steeds als de voorwaarden voor den wasdom ongunstig zijn (zie hoofdstuk III); erfelijk is deze habitus niet. Naar mijn opvatting zou *H. agrestis* niet alleen geen soort, maar zelfs geen varieteit kunnen heeten, omdat men voor een variëteit toch ook erfelijkheid van de verschillenmerken met de moedersoort veronderstelt.

In herbaria vindt men van *H. pallidus* bijna steeds relatief zwakke, onvertakte specimina. Hieruit valt af te leiden, dat *H. pallidus* bijna altijd in *agrestis*-modificatie wordt aangetroffen. Dit zou een verklaring zijn voor het feit, dat men in *H. pallidus* van den beginne af een variëteit van *H. agrestis* is gaan zien. Bij kweekproeven ontwikkelt *H. pallidus* zich even goed tot krachtige, vertakte plant met rijkbloemige inflorescenties als *H. niger*. Zooals in volgende hoofdstukken zal worden aangetoond, is het eenige doorgaande verschillenmerk tusschen beide vormen de bloemkleur, terwijl diversiteit met betrekking tot andere phaenotypische kenmerken in dezelfde mate voor beide vormen blijft bestaan.

Reeds in 1815 vestigde WALLROTH in *Annus botanicus* (p. 30) de aandacht op een merkwaardigen dwergvorm met gave, oningesneden bladeren. ROEMER en SCHULTES, en ook WALLROTH zelf, citeeren deze plaats met vermelding van *var. pygmaea*. Op de geciteerde plaats wordt echter de naam *var. pygmaea* niet genoemd. Blijkens Sched. crit. (1822, p. 83) is hiermee vermoedelijk bedoeld *H. agrestis* b. *integrifolius* welke WALLROTH naast een *a. sinuatus* plaatst. De diagnose luidt aldus: „*Foliis omnibus integerrimis, radicalibus caulinisque inferioribus obovatis in basin attenuatis, reliquis amplexicaulibus, caule pygmaeo.*”

Het merkwaardige van dezen vorm is, dat het lage planttype met oningesneden bladen, volgens WALLROTH, bewaard blijft, ook dan

wanneer de plant op vetten bodem gecultiveerd wordt. Aan dezen vorm, zoo weinig door kultuurvoorwaarden beïnvloed, moet een genotypische constitutie ten grondslag liggen, waardoor het phaenotype behouden blijft. Naar eigen kulturen van analoge vormen <sup>1)</sup> te oordeelen, zou de variëteit *integrifolius* WALLR. veeleer als soort te beschouwen zijn geweest dan *H. agrestis*, waarmee ze slechts den lagen bouw gemeen heeft.

Bij ROEMER en SCHULTES treft men ook de inmiddels gepubliceerde *H. auriculatus* TEN. aan, welke volgens den Index Kewensis gegrond moet worden op TENORE's Flora Neapolitana III (1824, p. 222 Tab. CCXIX). Het typeerende voor deze soort is de gevleugelde bladsteel, welke aan de basis in twee groote half-cirkelvormige vleugels is verbreed. De diagnose luidt: „*Caule erecto simplici, foliis ovatis petiolatis sinuato-angulatis acutis, petiolis alatis basi auriculatis, floribus subsessilibus, calycinis dentibus ovatis in mucronem attenuatis, corollis flavis fundoque purpureo-reticulatis, lobis subaequalibus*”.

Het karakteristieke kenmerk, de geoorde bladsteel, kan alleen betrekking hebben op de onderste bladeren. Blijkens de afbeelding van TENORE zijn de stengelbladeren overigens normaal zittend, veeleer hartvormig aan de basis, dan auriculaat. DUNAL (1852, p. 548), die exemplaren van TENORE gezien heeft, vermeld in zijn monographie der Solanaceae, dat alleen de onderste, gesteelde bladeren van ooren zijn voorzien. De bloem, welke op de afbeelding wat afwijkend schijnt, is volgens DUNAL (1852, p. 548), die *H. auriculatus* als soort handhaaft, in kleur en vorm identiek met *H. niger*.

Er bestaat geen reden om in de geoorde individueel-typen een constanten vorm te zien. Auriculate vormen kunnen voorkomen in diverse phaenotypen (vergelijk o.a. de figuren 12, 13, 27), terwijl het kenmerk der „auriculae” blijkbaar aan sterke modificatie onderhevig is en zich bij voorkeur vertoont bij de krachtigst ontwikkelde exemplaren (zie hoofdstuk VIII).

Evenals *H. auriculatus* TEN., is *H. pictus* ROTH. een voorbeeld van een soort gebaseerd op nog niet waargenomen bijzonderheden, of zoodanige, welke in de bestaande beschrijvingen van *H. niger* ontbreken en

<sup>1)</sup> Dergelijke vormen (zie o.a. Hoofdstuk IV, fig. 10), met nagenoeg gaafrandige bladeren, kunnen in hooge mate constant zijn. Voor clan XVII bleef het phaenotypische beeld in drie opeenvolgende generaties volkomen bewaard, de variatie was, ook met betrekking tot den bladvorm, zeer gering.

waarmee naar het oordeel van den auteur de soortsgrenzen van *H. niger* worden overschreden. ROTH (1821, p. 119) diagnostiseert *H. pictus* als volgt: „*H. foliis repando-dentatis: inferioribus petiolatis; superioribus sessilibus subdecurrentibus, floribus sessilibus, corollis reticulatis, radice annua.*” Veel waarde hecht ROTH aan het afloopen van den bladrand bij de bovenste bladeren. Iets specifiek is er in de afloopende <sup>1)</sup> bladeren niet gelegen. Het verschijnsel is zóó algemeen, dat DUNAL (1852, p. 546) het als kenmerk in de diagnose van *H. niger* kon opnemen.

De afloopende bladrand, die bij levende exemplaren gemakkelijk is te zien, kan bij niet zorgvuldig gedroogde exemplaren moeilijk zijn waar te nemen. De als *H. pictus* gedetermineerde herbarium-specimina, welke ik heb gezien, waren zonder uitzondering typen van de *agrestis*-modificatie. ROTH merkte verwantschap op met *H. pallidus*, maar zijn meening dat *H. pictus* door afloopende hoogere bladeren, ook van *H. pallidus* specifiek verschilde, had geen grond. REICHENBACH beeldt in Ic. Flor. Germ. et Helv., Vol. XX t. MDCXXIII, een bloemtakje af van *H. pallidus* met duidelijk aflopend blad.

In The British Flower Garden (1823, tab. 27) geeft SWEET een beschrijving van *H. agrestis*, gegrond op waarnemingen in kulturen op Engelschen bodem, oorspronkelijk afkomstig van zaad, verzameld in de Karpathen. Diagnose: „*foliis amplexicaulibus angulato-dentatis glabriusculis, floribus sub-sessilibus, corollis reticulato-venosis, calycibus angulatis, caule villosa-ramoso.*”

Zijn beschrijving heeft veel overeenkomstigs met die van SCHULTES en van SCHMIDT, maar de eenjarige plant heeft een v e r t a k t e n s t e n g e l, zooals de eenjarige *H. niger* van SMITH, en zeer kort gesteelde bloemen, evenals de *H. verviensis* van LEJEUNE. Het begrip „*agrestis*” begint hiermee toepassing te krijgen op de goed ontwikkelde normale eenjarige vormen. De afbeelding vertoont niets afwijkends. SWEET zag verwantschap tusschen *H. pallidus* en de door hem beschreven soort, welke hij eveneens uit de kultuur kende. De neiging om

<sup>1)</sup> De variaties van dit kenmerk zijn talloos vele; individueel-typen met afloopende bladeren kunnen in iedere generatie van bijna ieder willekeurig phaenotype wel gevonden worden. De uiterste varianten zijn: geen afloopende bladeren en concrete bladverbindingen; de laatsten zijn zeldzaam. Het gebeurt wel eens, dat een blad door middel van een langs den stengel afloopenden bladrand met de basis van een naburig blad verbonden is. Samenhang van meer dan 3 of 4 bladeren werd nooit aangetroffen.

zwakke planten te vormen was hem volkomen bekend, hij geeft voor *H. pallidus* met nadruk aan, dat de kultuur „gedund” moet worden om goede exemplaren op te leveren.

SIMS (in CURTIS's bot. Mag. 1823, t. 2394) neemt voor *H. niger* een  $\alpha$  *biennis* en  $\beta$  *annuus* aan. Hij wist dat de beide vormen, wat één- en tweejarigheid betreft, constant waren. Toch betwijfelt hij of zijn  $\beta$  *annuus* (blijkens de afbeelding een normale eenjarige vorm), die hij voor specifiek verschillend houdt van het gewone tweejarige Bilzenkruid, wel een variëteit mag noemen, en wel voornamelijk omdat SMITH een eenjarige vorm had beschreven als *H. niger* zonder meer.

MERTENS EN KOCH laten in hun Flora (1826, p. 224) de Engelsche publicaties buiten beschouwing en hun samenvatting brengt ook geen afwijking van oudere opvattingen, behalve een gedecideerde uitspraak ten opzichte van *H. pallidus*. *H. niger* is bij hen tweejarig, *H. agrestis* KIT. eenjarig en als soort gegrond op WALLROTH (Sched. crit.). Synoniemen zijn: *H. agrestis* KIT. (SCHULTES); *H. pictus* BERNH., *H. verriensis* LEJ.; *H. bohemicus* SCHMIDT. Variëteiten zijn: *H. agrestis*  $\beta$  *integrifolius* WALLR. en *H. agrestis*  $\gamma$  *pallidus* (KIT).

Het onderbrengen van *H. pallidus* bij *H. agrestis* als variëteit is niets anders dan de uitdrukking van een meening, welke reeds door vele botanici was geuit, maar door niemand zoo sterk als door REICHENBACH (1823, p. 67): „*H. agrestis* W. K. et *H. pallidus* omni jure *H. nigro* adjunguntur.” In de Flora germ. excurs. (1830 I. p. 388) werd *H. agrestis* als synoniem van *H. niger*  $\beta$  *annuus* SIMS, *H. bohemicus* SCHM. en *H. verriensis* LEJ. met eenjarige *H. niger* vereenigd, te onderscheiden van de tweejarige door: kleinere afmeting, minder ingesneden bladeren, terwijl de onderste, stengelbladeren, zoowel als de inflorescentiebladeren min of meer gaafrandig zijn. *H. pallidus* is er als variëteit aan toegevoegd. Dezelfde opvatting vindt men terug in Ic. Fl. Germ. et Helv. [Vol. XX (1862) tab. 2 (= tab MDCXXIII)].

*H. agrestis*, zoowel als *H. pallidus* moeten het nu als zelfstandige soorten opgeven. NEES AB ESENBECK (1834, p. 77), die er nog iets specificks in zag, maakt *agrestis* toch tot een variëteit. Zijn diagnose heeft betrekking op, uit zaad van Engelsch-Indische exemplaren, gekweekte planten en hij zag hierin geen verschil met *agrestis*-exemplaren uit andere streken.

DUNAL (1852, p. 546) brengt in zijn monographie der Solanaceae den een- en tweejarigen vorm tot één species. Diagnose: „*Caule tereti*



*viscoso-villoso ramoso, foliis oblongis sinuato-dentatis aut sinuato-pinnatifidis viscoso-pubescentibus, inferioribus petiolatis caeteris semiamplexicaulibus, subdecurrentibus, floribus subsessilibus erectis in spicas terminales simplices unilaterales recurvas foliosas dispositas, corollis reticulato venosis ☉ et ☺.*"

De planten van SMITH (Flor. Britt en Eng. Bot. l.c.) behooren tot de soort. Variëteiten zijn:  $\beta$  *agrestis* (waartoe: *H. agrestis* KIT., SCHULTES, SWEET,  $\beta$  *annuus* SIMS,  $\beta$  *agrestis* NEES., *H. verviensis* LEJ., *H. bohemicus* SCHM., *H. pictus* ROTH.) en  $\gamma$  *pallidus*. Toch twijfelt de auteur nog aan de systematische waarde van de variëteiten, uitgedrukt in de woorden: „sunt forsan species!”.

Er zijn nu nog enkele soorten te noemen, welke tot den vormenkring van *H. niger* gerekend moeten worden.

*H. syspirensis* KOCH (1849, p. 736). Volledig is deze beschrijving niet, de auteur bezat slechts vrucht-exemplaren.

Diagnose: „*Caulis pauciramosus, erectus, inferne canescens, superne villosus, vix pedalis; folia radicalia et caulina oblonga, utrinque 3—5 grosse serrata, serris obtusiusculis canescenti-pubescentia, vix ultra pollicaria, petiolo aequilongo (caulina breviori) insidentia; floralia oblonga, sinuato-dentata aut integruscula, sessilia, canescentia; calyces fructiferi secundi spicam densiusculam referentes, sessiles, medio paululum contracti, laciniis triangulari-pungentibus patulis.*”

De soort komt uit Klein Azië. Uit de diagnose blijkt wel groote overeenkomst met *H. niger*, maar een volkomen identificatie valt er niet met zekerheid af te leiden. De bladvorm past geheel bij *H. niger*, maar bij *H. syspirensis* zijn alle stengelbladeren gesteeld. De waarde hiervan als phaenotypisch onderscheidingskenmerk is problematisch <sup>1)</sup>.

De vruchtkelk heeft den auteur getroffen door puntige, uitstaande

<sup>1)</sup> Als *H. syspirensis* gedetermineerde exemplaren heb ik niet gezien, maar in mijn kultuurmateriaal vaak individueel-typen aangetroffen met langgesteelde onderste bladeren. Exemplaren, die in hun jeugd min of meer aan etiolement zijn blootgesteld geweest, vertoonen naast verlengde onderste internodiën, ook verlengde bladstelen van de onderste bladeren; deze bladstelen zijn vaak grooter dan de bladschijf. In het normale geval zetten de gesteelde stengelbladeren zich vanaf de stengelbasis met steeds kleiner wordenden steel niet verder voort dan tot de halve stengelhoogte (gemeten van den grond tot aan het begin van de inflorescentie). Afwijkende individueel-typen met verder voortgezette, gesteelde bladeren gaven de afsplitsingsproducten van II 7, 299 o. a. (Zie Hoofdstuk VIII) maar deze afwijkingen waren mogelijk evenmin van genotypischen aard.

kelkslippen en hij zocht daarin verwantschap met *H. pusillus*. De insnoering van den vruchtkelk, welke bij alle mogelijke verscheidenheid in vorm voor *H. niger* typisch blijft, ontbreekt bij *H. pusillus*, maar is volgens de diagnose bij *H. syspirensis* volkomen normaal geconstateerd <sup>1)</sup>.

DUNAL (1852, p. 551) plaatste *H. pictus* en *H. syspirensis* onder species non satis notae.

*H. eminens* KUNZE (1851, p. 176) zou ik bij de synoniemen van *H. niger* willen voegen. Diagnose: „*Caule erecto, ramoso, glanduloso-villoso; fol. sessilibus, inferioribus oblongis, basi attenuata integerrimis, reliquo margine inciso-dentatis, mediis ovato-oblongis, acutis, basi semi-amplexicaulibus, floralibus remotioribus, pauci dentatis v. subintegerimis; floribus sessilibus, limbi calycini, laciniis abbreviatis, nervo valido elevato apiculatis, corollae tubo aequali, abruptim in faucem amplissimam dilatato, limbo patentissimo; capsula calyce subbreuiore.*”

De soort is tweejarig en werd gekweekt, uit zaad door C. KOCH in Rusland verzameld. Het verschil met *H. niger* zou moeten bestaan in den vorm van den vruchtkelk en kleur van de bloemkroon. De vruchtkelk is wat langer dan bij *H. niger* werd waargenomen; de bloemkroon is geel met een donker violette vlek in de bloembuis. Noch de beschrijving, noch de Berlijnsche herbarium-exemplaren doen verder eenig verschil met *H. niger* kennen. De Berlijnsche exemplaren waren gekweekt in den Hortus Berolinensis. Een vruchttak van 1859 vertoont een kelkvorm, welke volstrekt niet buiten de extreme typen van de eenjarige vormen valt (zie hoofdstuk. IX fig. 33c type: „longicalyx”); de vruchtjes zijn ook duidelijk gesteeld. Een ander exemplaar van hetzelfde jaar vertoont een typisch *niger*-roset van een tweejarigen vorm, terwijl aan een takje van Mei 1849 duidelijk sporen van donkere adering op de bloemkroon zijn waar te nemen <sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Een kelktype, dat ongeveer beantwoordt aan KOCH's beschrijving, bleek in sommige clans inderdaad vererfbaar (Zie hoofdstuk IX, fig. 33D, type: „patens”).

<sup>2)</sup> Er is mij gebleken, dat bij eenjarige vormen een zeer zwak geaderde bloemkroon met een donkere vlek in de kroonbuis constant vererfd kan worden. (Zie hoofdstuk VII, gekleurde plaat fig. 1 en 2). Aangezien de een- en tweejarige vormen volkomen kruisbaar zijn, kunnen morphologische kenmerken van blad bloem en vrucht, waargenomen bij de eene categorie, ook bestaandbaar worden geacht in de andere. *H. eminens* behoeft derhalve niet te worden beschouwd als een soort, die buiten de vormenkring van *H. niger* valt.

*H. persicus* BUHSE (1860. p. 157) is zonder twijfel als identiek met *H. niger* te beschouwen.

Diagnose: „*H. Caule tereti sparse araneoso viscido, foliis glabrescentibus radicalibus longe petiolatis ovatis cordatis grosse et irregulariter lobatis, lobis amplis triangularibus acutis, caulinis minoribus breviter petiolatis sessilibusque basi truncato-cordatis, foliis floralibus oblongis sessilibus subintegris acutis, floribus sessilibus unilateralibus, calycibus folio florali dimidio brevioribus hirto-viscidis tubo ovato limbo campanulato ad medium usque in lobis ovato-triangulares trinervios breviter mucronatos demum spinescentes fisso, corolla calyce triplo longiori infundibuliformi fundo violacea ceterum pallida venulis reticulata, lobis rotundatis, staminibus inclusis, stylo vix exserto, capsulae ventricosae operculo hemisphaerico subturbinato.*”

De beschrijving werd gemaakt naar exemplaren, gecultiveerd uit in Perzië verzameld zaad. Veel waarde hecht de auteur aan de hartvormige bladeren en halfbolvormige deksels der vruchten, als onderscheidingskenmerken. Er zij hier op gewezen, dat bij vele eenjarige vormen min of meer hartvormige bladeren kunnen voorkomen, en wel voornamelijk bij die phaenotypen, welke neiging vertoonen om blad-ooren te vormen. De halfbolvormige vruchtdeksel is bij vruchttypen van een langwerpig model vrij algemeen.

*H. vulgaris* BUBANI (1897, p. 351) is als geheel synoniem met *H. niger* te beschouwen. Blijkens de uitgebreide literatuurlijst omvat de soort zoowel één- als tweejarige vormen. Een diagnose ontbreekt.

Uit de beschrijvende literatuur blijkt, dat *H. niger* bekend is als eenjarige en als tweejarige plant. Gezien het grooter aantal synoniemen is bij de eenjarige vormen een grooter verscheidenheid waargenomen dan bij de tweejarige, hetgeen door bestudeering van herbariummateriaal bevestigd wordt. De synoniemen der beide categorien zijn samen te vatten als volgt:

Hyoscyamus niger biennis: *H. niger* L. (1753)  
*H. officinarum* CRANTZ (1766)  
*H. lethalis* SALISB. (1796)  
*H. eminens* KUNZE (1851)  
*H. vulgaris* BUB. (1897) p. p.

- Hyoscyamus niger annuus*: *H. niger* L. (ex SMITH) (1794—1800)  
*H. bohemicus* SCHMIDT (1794)  
*H. pallidus* W. ET K. (ex WILLD.) (1809)  
*H. verviensis* LEJ. (1811)  
*H. agrestis* KIT. (ex SCHULT.) (1814)  
*H. auriculatus* TEN. (1824)  
*H. pictus* ROTH (1821)  
*H. agrestis* KIT. (ex SWEET) (1823)  
*H. niger* var. *annuus* SIMS (1823)  
*H. niger* var. *agrestis* NEES (1834)  
*H. syspirensis* KOCH (1849)  
*H. persicus* BUHSE (1860)  
*H. vulgaris* BUB. (1897) *p.p.*

*H. agrestis* geldt (m. i. ten onrechte) hetzij als type van de categorie der eenjarigen, hetzij als eenjarige variëteit van bepaalden habitus. *H. pallidus* wordt als kleurvariëteit opgevat. Deze opvattingen zijn in de flora's algemeen uitgedrukt, doordat aan de soort de eenjarige variëteiten *agrestis* en *pallidus*, of wel aan de variëteit *agrestis* een forma *pallidus* is toegevoegd <sup>1)</sup>.

In hoeverre de synoniemen van *H. niger* genotypisch verschillende vormen voorstellen, is uit een diagnose en een plantbeschrijving alleen niet af te leiden. Het kultuur-experiment is aangewezen om de phaenotypische waarde van verschillenmerken te toetsen.

*H. agrestis* is, naar de oorspronkelijke beschrijving, op te vatten als een depauperate vorm, (modificatie), van de eenjarige plant.

Met eenige mate van waarschijnlijkheid mag voor *H. agrestis* var. *integrifolius* een geringe diversiteit worden aangenomen, terwijl ook LEJEUNE's kulturen van *H. verviensis* vermoedelijk phaenotypisch min of meer constante vormen zijn geweest. Konstante vererving van de specifieke verschillenmerken voor *H. auriculatus* TEN., *H. pictus* ROTH en *H. syspirensis* KOCH is gedurende mijn kweekproeven niet gebleken.

<sup>1)</sup> Vergelijk o.a. KOCH (1838, p. 509); LEDEBOUR (1846—51, p. 183); WILLKOMM (1870, p. 534, geen variëteiten); BOISSIER (1879, p. 294); GARCKE (1912, p. 633); WOLFFARTH (1881, p. 281); THOMÉ (1889, p. 67); BECK VON MANNAGETTA (1893, p. 953); ASCHERSON U. GRAEBNER (1898—99, p. 629); POSPICAL (1899, p. 493 geen variëteiten); DE HALASY (1902, p. 363); KOCH (1907, p. 2012); ROUY (1908, p. 370).

## § 2. Over experimentele gegevens

Het is aan verschillende oudere botanici bekend geweest, dat een- en tweejarige vormen bij uitzaaiing constant waren. (LEJEUNE, SWEET, WALLROTH). De waarneming van een- en tweejarigheid als constant vererfbare eigenschap wordt door latere onderzoekers steeds meer bevestigd. SIIM—JENSEN (1901, p. 1.) spreekt de meening uit, dat beide categoriën van *H. niger* geen modificaties door voedings-voorwaarden veroorzaakt, maar constante variëteiten zijn. DE VRIES (1903, p. 162) had zich blijkbaar reeds in de jaren 1897 en 1898 proefondervindelijk van de constantheid van den eenjarigen vorm, alsmede van *H. pallidus*, overtuigd. Het werkelijke verband tusschen één- en tweejarige vormen is door de proeven van CORRENS (1904, p. 517) aangetoond. Niet alleen bleken één- en tweejarigheid volkomen constant vererfbaar bij gelijktijdige uitzaaiing, maar tevens afhankelijk van één enkel constitutielement. Tweejarigheid is dominant, eenjarigheid is recessief. De dominant-heterozygote hybride is dus voort te stellen door  $P_2$  (zie Inleiding) en splitst op 4 individuen met 3 genotypen in 2 (constitutie-)phenotypen: éénmaal 0 = eenjarig, 25%; twee maal  $\Phi$  = tweejarig, 50%; éénmaal 1 = tweejarig, 25%. In het geheel dus 25 % eenjarigen (homozygoot recessief) en 75 % tweejarigen, (ten deele homozygoot, ten deele heterozygoot-dominant). Overal dus, waar deze heterozygoot in de natuur optreedt, is afsplitsing van eenjarige vormen te verwachten. De constante vererving van eenjarigheid en tweejarigheid is na CORRENS meerdere malen geconstateerd door onderzoekers, die het Bilzenkruid in groote hoeveelheden hebben gekweekt voor praktische doeleinden, zoowel in Europa als in Amerika.

MITLACHER (1911, p. 52) zegt op grond van zijn waarnemingen de eenjarige *H. niger* of als variëteit, of als afzonderlijke soort te moeten opvatten. PATER (1918, p. 8) komt eveneens tot de conclusie, dat het karakter van de een- en tweejarige „soort” constant erfelijk is. NEWCOMB (1914, p. 540) meent als resultaat van zijn experimenten te kunnen aannemen, dat de tweejarige *H. niger* geen neiging vertoont om in de eenjarige over te gaan, of omgekeerd, en dat er zuivere rassen bestaan van een- en tweejarige vormen. FARWELL (1915, p. 100) bevestigt de gevolgtrekkingen van NEWCOMB op grond van eigen waarnemingen en wil in den een- en tweejarigen vorm liever twee species zien. Toch wordt de constantheid van een- en tweejarige vormen nog wel betwijfeld en

vindt men in de literatuur omgekeerd de opvatting, dat beide vormen modificeerbaar zijn en in elkaar kunnen overgaan tengevolge van de inwerking van uitwendige omstandigheden.

VAN LAREN (1919, p. 215) is de meening toegeedaan, dat de erfelijkheid van beide rassen niet vaststaat en beroept zich daarbij hoofdzakelijk op enkele mededeelingen uit de ervaringen van Engelsche kwekers. Ook TSCHIRCH (1921, p. 283) schijnt op dezelfde gronden die mogelijkheid niet uit te sluiten. Bewijzen voor deze opvatting zijn in de geciteerde literatuur niet te vinden (cf. o.a. Pharm. Journ. 1881—1882—1889—1890—1905—1909—1921).

RANSOM (1902, p. 150), die voor het optreden van eenjarige vormen meteorologische invloeden aanneemt en HOLMES, die meent, dat de zwakkere zaden alleen de eenjarige vormen produceeren, geven geen enkele aanwijzing omtrent de herkomst van het uitgangsmateriaal. HOLMES (1921, p. 249) schrijft, dat de tendenz om eenjarige planten te vormen wordt bevorderd door de jonge kulturen niet uit te dunnen, en dat het zaad van weelderig ontwikkelde eenjarige exemplaren tweejarige planten levert. Zonder zuiver uitgangsmateriaal zeggen deze waarnemingen niets tegen de opvatting, dat een- en tweejarigheid constant vererfbare eigenschappen zijn. Het zijn geen exacte proeven geweest met uitsluiting van kruisbestuiving. De mogelijkheid van kruisingen tusschen een- en tweejarige vormen is geheel buiten beschouwing gelaten. Mijn eigen ervaring is, dat eenjarige planten, van welke herkomst ook, zoowel krachtige, als verarmde, bij strenge zelfbestuiving, zonder een enkele uitzondering eenjarige planten voortbrengen. In de jaren 1922—'26 is dit herhaaldelijk geconstateerd. Alle monsters van tweejarige vormen gaven zonder uitzondering in het eerste jaar alleen rosetten.

De meening van FOCKE (1881, p. 261) en FRANKFURT, die ook bij HOLMES is terug te vinden, dat eenzelfde variëteit een- en tweejarige vormen zal kunnen geven, al naar het zaad vroeg in het voorjaar of laat in den herfst opkomt, schijnt mij, voor zoo ver van bastaardzaad geen sprake kan zijn, niet erg aannemelijk. Het is wel is waar denkbaar, dat een tweejarig type door uitwendige omstandigheden in het eerste jaar er toe gebracht kan worden een bloemdragenden stengel voort te brengen [CORRENS (1904, p. 520) heeft dergelijke gevallen waargenomen!], maar dat een genotypisch veroorzaakt kenmerk daardoor blijvend gewijzigd zou worden, is onwaarschijnlijk. Alleen nauwgezette proeven

met gecontroleerd uitgangsmateriaal, waarbij strenge zelfbestuiving in acht genomen wordt, zouden iets kunnen bewijzen. Vermoedelijk is in al deze gevallen de verklaring voor de verschijnselen te zoeken in de aanwezigheid van bastaardzaad. Tot dezelfde conclusie was NEWCOMB (l.c.) reeds in 1914 gekomen. Gedachtig aan DE VRIES' hypothese, dat tweejarige soorten kunnen groeien als eenjarige, indien dit vermogen semilant voorhanden is, nam hij proeven om den invloed van uitwendige factoren op *H. niger* na te gaan. Het resultaat was toen negatief, geen enkele plant vertoonde neiging om van tweejarig, eenjarig te worden, of omgekeerd. In een publicatie van NEWCOMB and HAYNES (1916, p. 1) wordt melding gemaakt van een paar tweejarige exemplaren in een kultuur van tweejarig gewas (ca 500 individuen), welke in het eerste jaar bloeiden. Het afwijkende gedrag van deze exemplaren werd toegeschreven aan semilante eigenschappen. Het geval is echter onvoldoende gedocumenteerd en omtrent het gedrag der nakomelingen ontbreken gegevens. Of hier dus werkelijk een erfelijke wijziging in de constitutie heeft plaats gehad is onbekend.

Op geheel overeenkomstige wijze als voor eenjarige en tweejarige typen, is door CORRENS (l.c.) het verband tusschen de eenjarige *H. niger* en *H. pallidus* aangetoond. De aanwezigheid van anthocyaan in de plant, meer speciaal in het adernet v. d. bloemkroon, is dominant (*niger*), volkomen afwezigheid recessief (*pallidus*), de heterozygote toestand is als intermediair te onderscheiden (*medius*)<sup>1</sup>. De heterozygoot kan voorgesteld worden door  $\frac{0}{2}$  (zie Inleiding) en splitst op 4 individuen met 3 genotypen in 3 (constitutie-)phaenotypen: éénmaal 0 = *pallidus* 25 %, tweemaal  $\Phi$  = *medius* 50 % en éénmaal 1 = *niger* 25 %.

Ook DE VRIES (1903, l.c.) had het voorkomen van anthocyaan, in de bloemkroon als domineerend kenmerk, afhankelijk van één constitutie-element aangetoond, maar in de gepubliceerde cijfers alleen rekening gehouden met het al of niet ontbreken van anthocyaan.

Gezien in het licht van CORRENS' onderzoek, krijgt de mededeeling van WIEGMANN<sup>2</sup>) die *H. agrestis* en *H. pictus* had zien „overgaan” in

<sup>1</sup>) De term „*medius*”, door CORRENS gebruikt om den bastaard tusschen *H. pallidus* en *H. niger* aan te duiden, wordt in deze verhandeling overgenomen.

<sup>2</sup>) Oudere waarnemingen, als van WIEGMANN, (zie p. 181) zijn ook in herbaria terug te vinden. Vele exemplaren van *H. pallidus* zijn uit *H. agrestis* „ontstaan”. Als voorbeeld: In Herb. Mus. Palat. Vindeb. draagt een exemplaar — Coll. Reichenbach 19782 — het bijschrift: „*colui, per se cultura in pallidus mutatus.*”

*H. pallidus* een eenvoudige verklaring. De waarnemer heeft „*medius*”-zaad in handen gehad. In één geval kreeg hij bij uitzaaiing voor de helft *agrestis*-vormen — voor de andere helft *pallidus*-vormen. Het uitgestrooide zaad moet afkomstig zijn geweest van een terugkruising van „*medius*” met „*pallidus*”, welke kruising, zooals door CORRENS proefondervindelijk werd aangetoond, leidt tot de te verwachten splitsing van 50%. Deze kruising, welke door  $\Phi$  voorgesteld kan worden, geeft op 2 individuen in 2 genotypen, 2 (constitutie-) phaenotypen, nl.: éénmaal 0 en één maal  $\Phi$ .

Uit CORRENS' resultaten laten zich nu ook de theoretisch mogelijke genotypen en (constitutie-)phaenotypen voor de beide van elkaar onafhankelijke constitutie-elementen afleiden. Denkt men zich een tweevoudig heterozygote plant, waarvan het eerste constitutie-element betrekking heeft op een- of tweejarigheid en het tweede eenvoudigheidshalve op het al of niet aanwezig zijn van anthocyaan, dan is de constitutie gegeven door de formule  $\frac{0}{12} \frac{0}{12}$ . De splitsingsproducten van deze constitutie zijn: op 16 individuen, 9 genotypen en 4 (constitutie-) phaenotypen. Welke deze constituties zijn, valt terstond af te leiden uit het trichotome schema (zie Inleiding p. 168). Indien de domineerende kenmerken worden aangegeven door de termen „tweejarig” en „blauw”, de recessieve kenmerken door de termen „eenjarig” en „geel”, dan zijn de phaenotypen gemakkelijk uit de genotypen af te lezen.

1e CE	2e CE.	genotypen.	individus.	phaenotypen.	
0	{	0 0	1	eenjarig—geel ( <i>H. pallidus</i> )	<i>H. niger annuus</i>
		0 1	1	eenjarig—blauw	
		0 2	2		
1	{	0 0	1	tweejarig—geel	<i>H. niger biennis</i>
		1 1	1	tweejarig—blauw	
		2 1 2	2		
2	{	0 0	2	tweejarig—geel	
		1 1	2	tweejarig—blauw	
		2 2	4		

[Indien voor het tweede constitutie-element in heterozygoten toestand de intermediaire bloemkleur als phaenotype wordt erkend, zal het aantal phaenotypen nog met 2 vermeerderd worden].



Genotypisch zuiver zijn alleen de constituties: 00, 01, 10 en 11.

Hetzij men in de eenjarige *H. niger* een soort wil zien of een variëteit, de eenige systematische vorm, welke genotypisch zuiver kan heeten met betrekking tot beide onderzochte kenmerken is *pallidus*, de dubbelrecessieve constitutie. De eenjarige vorm is zuiver, wat betreft het kenmerk der eenjarigheid. De tweejarige vorm sluit homo- en heterozygoten in voor beide constitutie-elementen.

## DERDE HOOFDSTUK

### OVER DE KULTUUR EN BESTUIVINGSTECHNIEK

In de literatuur over *Hyoscyamus niger* vindt men voortdurend melding gemaakt van moeilijkheden, welke het kweken van deze soort meebrengt. Vooral de onderzoekers, die zich met groote kulturen hebben beziggehouden, deden steeds de ervaring op dat *Hyoscyamus* bijzondere eischen stelt. (HOLMES, RANSOM, PATER, MITLACHER, NEWCOMB). „Henbane is a fickle plant to cultivate” (GLODE GUYER 1921, p. 171).

Ons land heeft voor het kweken van *Hyoscyamus* geen gunstig klimaat. De invloed van uitwendige omstandigheden op de ontwikkeling van de plant is zeer groot. Weersgesteldheid en toestand van den bodem doen zich gelden. De samenstelling van den bodem kan men eenigszins beïnvloeden, maar de weersgesteldheid is in ons land een onberekenbare factor. Groote, langdurige droogte, te veel vochtigheid en magere bodem zijn ongunstige factoren. Warme dagen, gepaard met wind brengen de planten aan de grens van hun transpiratievermogen. Het vochtverlies kan dan op voldoende vochtigen bodem vaak niet in evenwicht worden gebracht door den vochttoevoer; de bladeren en zelfs de toppen gaan slap hangen. Het gevolg hiervan is meestal vroegtijdig afsterven van de onderste stengelbladeren als de planten in goede conditie waren, armelijke ontwikkeling als de planten overvallen worden in een periode kort na de kieming. Bemeste bodem is een absoluut vereischte om een krachtig gewas te krijgen. Voor bemesting werd uitsluitend stalmest gebezigd. Deze beproefde methode van bemesting is gekozen op grond van de ervaring van practici. (HOLMES, PATER, MITLACHER). Er zijn wel is waar proefnemingen met kunstbemesting bekend, maar de resultaten waren volstrekt niet altijd gunstig. PATER (1918, p. 19—24) vond geen invloed van kunstbemesting, alleen eenig effect van chilisalpeter. De ervaringen van MITLACHER (1911, p. 54;

1913, p. 840) bevestigen die van HOLMES (1905, p. 788) nl., dat de bodem een overmaat van natuurlijke meststoffen moet bevatten. Het verschil in wasdom van exemplaren, welke toevallig op onbemesten grond staan, vergeleken met die op bemesten bodem gekweekt, is inderdaad opvallend. De proeven van GEORGE P. KOCH (1919) geven geen aanleiding om kunstmeststoffen op den vollen grond zonder meer te gaan gebruiken <sup>1)</sup>. Voor eigen kulturen is echter geen overmatige bemesting toegepast om het gewas niet luxuricus te maken. De kulturen werden aangelegd op een open bouwland, telken jare op een ander deel van het terrein. De samenstelling van den bodem mag voor de opeenvolgende generaties ten naaste bij als identiek worden aangenomen. Naast de vollegrondskulturen werden in enkele gevallen ook potkulturen aangelegd.

Het kweken van eenjarige vormen heeft in het algemeen geen be-  
zwaar opgeleverd. Mijn kulturen van tweejarige vormen zijn zoowel in 1922 als in 1923 te gronde gegaan in het rosetstadium. Een onbekend verschijnsel is dit niet. Of het overal van denzelfden aard is, valt te betwijfelen. HOLMES (1881, p. 238) en RANSOM (1902, p. 150) schrijven dit verschijnsel toe aan rotting in het centrum van het roset als gevolg van veel regen en een vochtigen herfst. CORRENS (1904, p. 519) laat zich over de oorzaak der groote sterfte in het rosetstadium niet uit; evenzoo SIIM-JENSEN (1901, p. 23), wiens onderzoekingsmateriaal in den herfst geheel was afgestorven. Ik heb de eerstejaars rosetten in het najaar meestal plotseling zien afsterven, zonder de oorzaak te kunnen constateeren. De turgor schijnt om een of andere reden op eens uit de geheele plant te verdwijnen; de bladeren vallen slap en de plant gaat onherroepelijk te gronde. Meestal blijkt de wortel bij deze exemplaren min of meer week geworden. Mogelijk kan hier aan een schimmelinfectie gedacht worden. Het heeft den schijn alsof de ziekte besmettelijk is en de naburige planten eveneens aantast. Verreweg het grootste deel van de tweejarige planten ging op deze wijze verloren. De resteeren-

<sup>1)</sup> KOCH kweekte afzonderlijke exemplaren in potten, waarin de aarde gemengd was met een kunstmeststof, waarin telkens een bestanddeel ontbrak. Hij komt tot de gevolgtrekking dat kunstbemesting gunstig werkt voor den wasdom van de plant en verder dat Calciumphosphaat het meest noodzakelijk is voor maximum-groei, Kaliumsulfaat het minst noodig blijkt, terwijl afwezigheid van Calciumcarbonaat geen merkbare reductie in de opbrengst ten gevolge had. Dit alles geldt echter m. i. alleen in verband met den door hem gebezigden grond (aarde).

de exemplaren bleken den winter niet te kunnen doormaken. NEWCOMB (1914, p. 522) heeft voor zijn proeven ook potkulturen van tweejarige planten gehad, maar het is mij evenmin mogen gelukken in potten gekweekte exemplaren, overwinterd in een kouden bak, groot te brengen; deze rosetten bezweken altijd in het voorjaar.

Door dezen tegenslag werd mij de mogelijkheid van voorgenomen kruisingen tusschen één- en tweejarige vormen ontnomen en mijn proeven moesten beperkt blijven tot de groep der éénjarigen.

Schimmelziekten van zoo uitgebreiden aard als PATER en insectenplaag als NEWCOMB hebben waargenomen, waardoor gansche kulturen te gronde gingen, zijn bij mij niet opgetreden. Behalve gemelde wortelziekte in de rosetten van tweejarige vormen, welke sporadisch ook voorkwam bij reeds in bloei gekomen eenjarige planten, heb ik nog een ander ziekteverschijnsel waargenomen bij de eenjarige vormen, dat ik wil aanduiden met den naam „dwergziekte”. De eerste symptomen van deze ziekte zijn lichtgele, onregelmatige vlekken op de bladeren, welke daardoor een kleurmozaik vertoonen van lichtgeel en groen. In een later stadium treden misvormingen op; de bladeren worden sterk bullaat en kroes en krullen op, worden min of meer broos. De inflorescentie gaat zich abnormaal ontwikkelen; de bloeiassen worden spiraalsgewijs zijwaarts afgebogen, de vruchten blijven dicht opeengedrongen, want de internodien strekken zich niet meer. De geheele plant blijft laag en gedrongen, een misvormde dwerg. De ziekte openbaarde zich pas duidelijk tegen het begin van den bloei en deed in de verspreiding denken aan infectie. Uittrekken van ziekwordende exemplaren was het eenige middel om de rest van de kultuur te behouden.

Een kultuur van een specialen vorm werd in 1923 door deze ziekte bijna geheel waardeloos gemaakt. Nakomelingen van gezonde exemplaren uit die groep bleven in 1924 volkomen normaal. De ziekte is vermoedelijk bij *H. niger* niet bekend, althans ik heb in de literatuur geen gegevens kunnen vinden van een analoog geval <sup>1)</sup>. Met de ziekte beschreven door PATER (1918, p. 15, 16), als meeldauw (*Erysibe cichoriaceum* DC) en vlekziekte (*Ascochyta hyoscyami* PAT.), hebben deze verschijnselen geen verband <sup>2)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Hetzelfde ziektebeeld werd waargenomen bij gelijktijdig te velde staande kulturen van *Scrophularia*. Het is niet onwaarschijnlijk dat de *Hyoscyamus*kulturen door zieke *Scrophularia*'s zijn besmet.

<sup>2)</sup> Vermeldenswaard is misschien nog een ziekte van de vrucht, waarbij de

De jaren 1922—'25 hebben over het algemeen mooie, gezonde, kulturen opgeleverd. In 1923 waren de weersomstandigheden het minst gunstig. Hoewel het gewas in andere jaren over het geheel wat weliger en krachtiger was, zijn toch de kulturen in dat jaar niet beneden een normale ontwikkeling gebleven. Gemiddeld zijn de planten bij het begin van den bloei ca. 50 cm. hoog, terwijl de uitgebloeide exemplaren ca. 100 à 120 cm. bereiken. Zeer krachtig ontwikkelde planten worden soms veel hooger (tot ca. 180 cm.).

Het zaad van *H. niger* kiemt onregelmatig. In 1921 deed ik pogingen zaad te laten kiemen in een thermostaat, waarbij de atmosfeer verzadigd werd gehouden met waterdamp <sup>1)</sup>. Het resultaat was zeer onbevredigend. De kieming bleef onregelmatig en het kiemingspercentage bedroeg in den loop van vier weken nog geen 10 %. Het zaaien in gesteriliseerde bladaarde geeft veel betere resultaten. Niet alleen gaat het kiemingspercentage vooruit, maar de kiemplantjes komen ook gelijkmatig op. Het kiemingspercentage steeg tot ca. 80 %. Worden de zaadtesten in een kouden bak onder glas geplaatst, dan begint de kieming ongeveer 14 dagen na de zaaiing.

KOCH (1919, p. 68) had de voordeelen van gesteriliseerde aarde reeds aangetoond. Hij bereikte een kiemingspercentage van 90 % met zaad van eenjarige vormen; de kieming had plaats in 9 tot 11 dagen. Voor het bestuderen van kiemplantjes verdient zaaien in gesteriliseerde aarde aanbeveling.

Zaaien in den vollen grond heeft het nadeel dat de kieming onregelmatig verloopt. Lang nadat de eerste zaden kiemplantjes hebben geleverd, blijft nog zaad opkomen. Gewoonlijk begint de kieming 3 à 4 weken na het zaaien. De beste tijd van zaaien in den vollen grond is ongeveer half April. Vroeger zaaien heeft geen voordeelen, later zaaien dan de tweede helft van April is niet bevorderlijk voor een goed gewas.

Het nakieten van zaad in een volgend jaar heb ik alleen met zeker-

---

kelk, nog vóór het rijpen van de vrucht volkomen kleurloos en hard wordt, terwijl de onrijpe zaden week en beschimmeld blijven. In de placenta werden dan harde, zwarte, partikeltjes aangetroffen, welke deden denken aan sclerotium-achtig weefsel. Dit ziekteverschijnsel was hoogst zeldzaam en bleef tot een of twee vruchten van een inflorescentie beperkt.

<sup>1)</sup> 100 zaden werden uitgelegd op zandbedjes gedrenkt met een verdunde KNOP's oplossing Tusschen 14 April en 13 Mei kiemden slechts 5 zaden. De kieming bleef ook verder schaars. Deze proeven zijn nog eens in gewijzigden vorm herhaald, zonder succes.

heid kunnen constateeren in zaadtesten met zaad van tweejarige vormen; in zaadtesten met eenjarig zaad trad nakieming in een volgend jaar niet of slechts sporadisch op.

Het begin van de bloeiperiode valt in het begin van Juli. Rijp zaad kan einde Augustus of begin September worden geoogst. Een vrucht bevat rijp zaad, als de kelkzoom droog en hard begint te worden.

Het grootste bezwaar voor exacte proeven is de gevoeligheid van de plant, voornamelijk in de eerste levensperiode. Praktisch gesproken, laat *H. niger* zich niet verspeenen en verplanten. Uitplanten van kiemplantjes onmiddellijk uit de zaaipan, of na verspenen in afzonderlijke potjes, in den vollen grond is herhaaldelijk beproefd met plantjes in verschillende stadiën van ontwikkeling. Alle pogingen hebben slechts ten gevolge gehad, dat bij het geringe aantal plantjes, welke de behandeling doorstonden, de normale ontwikkeling moest plaats maken voor een vroegtijdige volgroeijing tot éénstengelige, weinigbloemige, depauperate vormen. Verdere gunstige voorwaarden, (zooals goede bemesting, beschutting voor wind en fellen zonneschijn), mogen de plantjes wat krachtiger maken en beter zaad doen zetten, maar de normale wasdom treedt niet meer op; de exemplaren blijven kleiner, zijn eerder aan het einde van hun ontwikkeling, dan de gelijktijdig uitgezaaide zuster-individueen van hetzelfde zaadmonster op den vollengrond gekweekt. De habitus van in hun ontwikkeling gestoorde individuen is die van *H. agrestis*! De krachtigste exemplaren bereiken een lengte van 30—50 cm. Hetzelfde planttype ontstaat bij te dicht oopen zaaien in den vollen grond; goede bodemcondities kunnen dan niet verhelpen, dat de jonge planten elkaar mechanisch een vrije ontwikkeling belemmeren. Wanneer in dichte kulturen niet wordt „gedund” blijft het meerendeel der exemplaren onvertakt, ijl en van een min of meer geëtioloerd voorkomen. De „*agrestis*”-habitus komt ook bij talrijke exemplaren te voorschijn in kulturen, die te laat gezaaid werden, of door ongunstige weersgesteldheid te laat tot kiemen kwamen.

De *agrestis*-habitus, blijkbaar het gevolg van storende uitwendige invloeden, is niet erfelijk maar wordt telkens opnieuw gevormd in *agrestis*-modificaties. Het armelijk ontwikkelde, eenstengelige planttype is niet het gevolg van een bepaalde constitutie, maar een modificatie-beeld bij alle mogelijk te onderscheiden phaenotypen. Dit was althans regel bij mijn onderzoekingsmateriaal. Wordt door zelfbestuiving verkregen zaad van dergelijke planten een volgend jaar onder

normale omstandigheden tot kieming gebracht, dan ontstaan weer normale, krachtige, voor een deel ook sterk vertakte exemplaren.

In iedere kultuur, hetzij van krachtige, vertakte, hetzij van zwakke, onvertakte, kleine moederplanten verkregen, ontstaan steeds weer voor een deel *agrestis*-modificaties, maar des te minder naarmate door doelmatig uitdunnen voor onbelemmerde ontwikkeling gezorgd was.

Deze waarnemingen, gedurende enkele jaren steeds weer bevestigd, hebben mij geleid tot de opvatting, dat *H. agrestis* is op te vatten als een in normalen wasdom gestoorde, depauperate vorm van *H. niger* (zie p. 182). De in de herbaria als *H. agrestis* gedetermineerde exemplaren beantwoorden voor verreweg het grootste deel aan het armelijke modificatie-type. Opmerkelijk is ook, dat zwakke exemplaren in mijn kulturen nooit sterk vertakt werden aangetroffen, maar steeds onvertakt of hoogstens voorzien van een of twee kleine zijassen, vaak dan nog zonder bloemen. Onvertakte individueel-typen zijn echter volstrekt niet altijd zwakke exemplaren. Voor bijzonderheden met betrekking tot de vertakkingswijze wordt verwezen naar hoofdstuk VI.

Het is evenwel niet absoluut onmogelijk om kiemplantjes uit de zaadtest groot te brengen in normalen habitus. Het verspenen in afzonderlijke potjes moet dan zoo vroeg mogelijk geschieden, d. i. in het cotyledonen-stadium, of terstond na de vorming van het kiemworteltje. Men heeft daarbij zorg te dragen, dat er geen wortelbeschadiging kanplaats hebben. De potjes worden dan op voldoende onderlingen afstand ingegraven in den kouden bak. Van verdere verplanting moet worden afgezien. Aanvankelijk worden de plantjes nog met glas gedekt, maar ter plaatse opgekweekt. De wortels groeien door het bodemgat van de potjes heen in den bemesten grond. Zoo heb ik 1923 van een aantal vormenforsch ontwikkelde, vertakte zoowel als onvertakte, exemplaren verkregen, terwijl de vollegrondskultuur van dezelfde zaadmonsters nog ver achter was. De methode is voor groote kulturen niet praktisch.

Een goede methode om potkulturen te verkrijgen is ook zaaien in groote potten en daarin één of twee exemplaren volwassen laten worden. Het bezwaar hiervan is, dat veel kiemplantjes verloren gaan en men onwillekeurig op de krachtigste kiemplanten selecteert.

Ik was dus voor mijn proeven bijna uitsluitend aangewezen op zaaien in open grond. Kans op fouten is hierbij nooit uit te sluiten. Praktisch is het percentage van fouten niet groot, indien bij het uitzaaien vol-

doende maatregelen worden genomen tegen verontreiniging en verspreiding van het zaad. Niet altijd is verontreiniging van kulturen uit zaad van met zorg gemaakte zelfbestuivingen en kruisingen te constateren. Daarom werden de naburige bedden altijd met van elkaar goed te onderscheiden phaenotypen bezet. Gezaaid werd zoo veel mogelijk op windstille dagen, nadat te voren het zaad met gesteriliseerde aarde was vermengd. Alle gebruikte gereedschappen werden bij elk nieuw uit te zaaien monster zorgvuldig gereinigd. In generaties, waarin iedere verdwaalde plant beslist moest opvallen, zooals bijv. in zelfbestuivingen van *pallidus*-vormen, bleken in de meeste gevallen geen fouten voor te komen, in enkele kulturen ten hoogste 3 of 4 exemplaren op ca. 250 planten.

De voor zelfbestuiving en kruising bestemde planten werden geïsoleerd om ongewenschte bestuiving te voorkomen. Daartoe werden ze, nadat alle open bloemen waren verwijderd, geheel onder een „stolp” gezet, d.i. een houten geraamte bekleed met een of ander gaas (behangsellinnen bewees daarvoor goede diensten). Soms ook was het voldoende alleen de inflorescentie onder een kooitje van gegalvaniseerd draad te plaatsen, omgeven door een zak van dun gaas (tarlatan), waarvan het open eind om den stengel werd dichtgebonden. Het bekleedsel van stolp of kooitje moet zóódanig zijn, dat insecten, meer speciaal hommels en bijen, niet door mazen of plooiën de bloemen kunnen bereiken. Gemelde wijze van isoleeren verdraagt de plant zeer goed. Licht en lucht ontbreken nooit in die mate, dat de proefplant daarvan nadeel ondervindt. Meestal vertoonen de geheel onder stolp geïsoleerde proefexemplaren een wat snelleren groei en wat weelderiger habitus dan de niet geïsoleerde exemplaren van dezelfde groep. Vermoedelijk is dit een gevolg van de meerdere bescherming tegen zonneschijn en wind.

Zelfbestuiving biedt niet de minste moeilijkheden. In de eerste periode van den bloei is er meestal overvloed van stuifmeel en de stempel houdt zeer gemakkelijk tusschen de lange papillen het pollen vast. De stempel begint te verdorren den tweeden of derden dag na de bestuiving.

Er zijn vormen die zich zelf bestuiven, maar regel is dit niet. Spontane zelfbestuiving bij onder stolp geïsoleerde exemplaren is enkele malen geconstateerd, o.a. bij de stamplanten V 13 en III 2a.

Bij kruising moet het openspringen der helmhokjes van de moederplant voorkomen worden. De bloemen worden voor dat doel zoo jong



mogelijk gecastreerd, omdat de helmhokjes openspringen kort nadat de bloemkroon zich geopend heeft. Het beste stadium om de meeldraden te verwijderen is gekomen, als de bloemkroon op het punt is zich te ontplooiën of pas geopend is. Men scheurt, als de bloem nog gesloten is, een kleine opening in de bloemkroon en verwijdert met een pincet stuk voor stuk de meeldraden. Bij voorzichtige manipulatie verdraagt de bloem de castratie zonder eenig bezwaar voor de vruchtzetting. De dagelijksche castratie geschiedt het beste 's morgens en moet worden voortgezet zoolang er kruisbestuivingen worden gemaakt. Het pollen wordt genomen van eveneens geïsoleerde exemplaren. Om bestoven bloemen te merken is het voldoende een van de kelk-slippen weg te knippen. Opzettelijk bestoven vruchten zijn later gemakkelijk aan het ontbreken van een kelk-slip te herkennen.

Mislukking van zelfbestuiving en kruising is bij de eenjarige vormen niet voorgekomen. Alle gebezigde vormen waren volmaakt fertiel.

Naast *H. niger* werden ook enkele vormen van *H. albus* gekweekt, voornamelijk met het doel kruisingen te maken. Deze kruisingen hebben wel zaad, maar geen planten opgeleverd. CORRENS (1904, p. 523) heeft den bastaard wel verkregen, maar deze was steriel. De kruising *H. aureus*  $\times$  *H. niger* is niet gelukt.

Herhaalde pogingen om *H. muticus* te kweken hebben geen succes gehad. Het kiemingspercentage was uiterst gering en de enkele kiemplantjes konden het ternauwernood brengen tot ontplooiing van het eerste bladpaar. De voor *H. niger* zoo gunstige kiemingsvoorwaarde, zaaïen in gesteriliseerde aarde, had evenmin succes. De zaadmonsters waren afkomstig uit de botanische tuinen van Marseille, La Mortola en Glasgow.

## VIERDE HOOFDSTUK

### OVER HET UITGANGSMATERIAAL

Zaad van in de vrije natuur voorkomende vormen geeft terstond een phaenotypisch zeer homogene nakomelingschap. Zaadmonsters afkomstig uit botanische tuinen, maar vooral uit kwekerijen voor geneeskruiden, leveren kulturen met een groote verscheidenheid van individueel-typen. Deze gemengde populaties bieden daardoor een ruimere keuze voor selectie van phaenotypisch verschillende vormen, dan de reeds eenvormige nakomelingschap van in de natuur geïsoleerde planten. De vraag naar het verband tusschen phaenotypische kenmerken en alkaloïde-gehalte scheen mij door selectie in een gemengde populatie eveneens gemakkelijker tot een oplossing te zullen komen, dan door vergelijking van het alkaloïde-gehalte bij toevallig geïsoleerd voorkomende phaenotypen. De stamplanten voor de te kweken clans (zie Inleiding) ter bestudeering van phaenotypische verschillenmerken werden dan ook in hoofdzaak gekozen uit gemengde populaties. Het aspect van diverse populaties kan groote verschillen opleveren, terwijl toch in iedere populatie weer een aanmerkelijke verscheidenheid van individueel-typen bestaat. Welke individueel-typen in een groep, als modificaties van een bepaald phaenotype zijn op te vatten, en welke op grond van hun genotypische constituties verschillend zijn, wordt door inspectie niet gegeven. Voortkweken door zelfbestuiving is het eenige middel om aan te toonen of waargenomen verschillen phaenotypisch vererfbaar, de constituties al dan niet heterozygoot, zijn. Het aantal proefplanten moest bij de groote verscheidenheid van individueel-typen zeer beperkt zijn. Bij de keuze van de stamgroepen werd voornamelijk gelet op verschillen, welke op de grootst mogelijke diversiteit konden wijzen; bij de keuze van stamplanten was de selectie gericht op individueel-typen, die hetzij in de stamgroep domineerden, hetzij in een of ander kenmerk bijzonder opvallend waren.

Voor vergelijking van verschillende individueel-typen, of phaenotypisch verschillende groepen, is het niet onverschillig in welk stadium van ontwikkeling de plant verkeert. De meest opvallende kenmerken van een plant zijn die, welke in een gegeven stadium van ontwikkeling over het habitus-beeld van de plant domineeren. Verschillende organen zullen achtereenvolgens het habitus-beeld beïnvloeden; vóór den bloei de bladeren, tijdens den bloei voor een deel ook de bloemen, na den bloei niet in het minst de vruchten. Vrijwel onafhankelijk van blad- en vruchtvorm kunnen volgroeide planten vertakt of onvertakt zijn. Er is dus rekening mee gehouden voor te vergelijken kenmerken, vergelijkbare stadien van ontwikkeling der organen te zoeken. Voor kenmerken van blad en vrucht is de volgroeide toestand daarvoor aangewezen, maar voor bloemkleur en beharing bijv. kan de volwassen toestand niet worden afgewacht.

Voor de aanduiding van individuen en groepen wordt verwezen naar het slot van hoofdstuk I.

De stamgroepen van 1922, welke het belangrijkste materiaal voor verder onderzoek hebben opgeleverd, zijn de volgende:

II. Klagenfurth. *H. niger* ○. Handelszaad van de: „Oesterr. Heilpfl. Kultur Gesellschaft", Klagenfurth.

III. Elburg. *H. niger* ○. Handelszaad afkomstig van de voormalige kwekerij „Trifolium" te Elburg.

V. Delft. *H. niger* ○. Zaad afkomstig van den kultuurtuin voor technische gewassen, Techn. Hooge School te Delft. •

VI. Delft. *H. pallidus* ○ (vermengd met *H. niger* ○ en bastaarden) Herkomst als van stamgroep V.

Omtrent de herkomst van het handelszaad is in den regel niets bekend; zoo ook van stamgroep II. Van stamgroep III kan echter met zekerheid worden gezegd, dat het zaad afkomstig is van een geheelen veldoogst en het product van 10 à 12-jarige teelt op Hollandschen bodem. Volgens mededeelingen van den eigenaar der voormalige kwekerij „Trifolium" werd nooit geselecteerd op morphologische kenmerken. Het zaad voor eigen teelt werd genomen van verschillende planten en beperking in de „keuze" bepaalde zich tot een voorkeur voor krachtige exemplaren. Hetzelfde kan gezegd worden van stamgroep V. Naar mededeelingen van den hortulanus te Delft werd *H. niger* aldaar gekweekt van eigen oogst. Oorspronkelijk werd het zaad er in 1918 uit meergenoemde kwekerij te Elburg ingevoerd. De wijze van

zaad oogsten voor eigen teelt was geheel dezelfde als te Elburg. Er is

II 7 nlg. F<sub>1</sub>

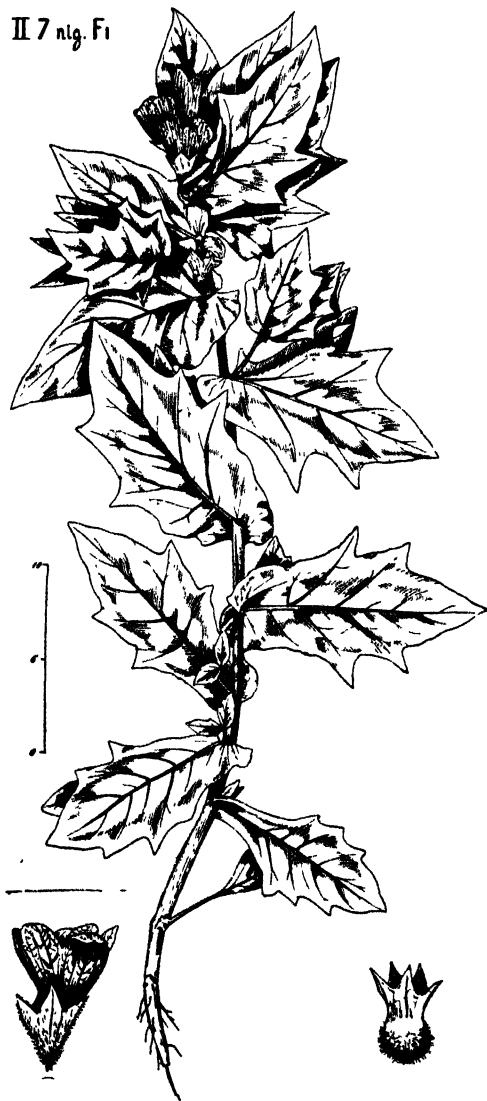


FIG. 1.

geen enkele reden om aan te nemen, dat te Klagenfurth selectie op morphologische kenmerken zou zijn toegepast. Stamgroep VI is vol-

gens opgaaf van den hortulanus te Delft voortgekweekt uit „opslag” van 1917 in den kweektuin aldaar.



FIG. 2.

Elk dezer stamgroepen vertegenwoordigt een gemengde populatie van grootere of kleinere diversiteit. Hoe heteroog elk der stam-

groepen op zichzelf ook was, waren de phaenotypische verschillen onderling groot genoeg om ze op het kultuurveld als afzonderlijke typen-verzamelingen te onderscheiden. De stamgroepen III en V waren, zooals uit den gemeenschappelijken oorsprong reeds duidelijk zal zijn, onderling weinig verschillend. Tusschen de stamgroepen II en VI zou zelfs een volkomen scheiding zijn te maken, waardoor a. h. w. twee richtingen van diversiteit zijn aan te duiden. Stamgroep II bestond uit individuen, welke zouden zijn samen te vatten als „smalbladigen”, stamgroep VI daarentegen uit individuen bijna uitsluitend uit „breedbladigen”. De extreme individueel-typen van beide stamgroepen sluiten elkaar phaenotypisch volkomen uit. Daartusschen staan de vormen van de stamgroepen III en V, welke niet alleen individueel-typen bevatten, die voor stamgroepen II en VI karakteristiek waren, maar ook zoodanige, welke in menig opzicht als tusschenvormen van II en VI waren te interpreteren.

Stamgroep II onderscheidde zich van de overige stamgroepen door een lichtgroene bladkleur. De verscheidenheid van individueel-typen was het grootst in stamgroep III, het kleinst in stamgroep VI, met betrekking tot blad- en vruchtvorm, terwijl met betrekking tot kleur en teekening van de bloemkroon stamgroep III en VI de grootste en stamgroep II de kleinste verschillen te zien gaf.

Voor een voorloopige orientatie en mede om de richting van selectie der stamplanten aan te geven, zal hier de aard der phaenotypisch waarneembare verschillen met enkele schetsen <sup>1)</sup> worden geïllustreerd. Het is daarvoor voldoende op enkele karakteristieke verschillen van blad- en vruchtkelk te wijzen bij een viertal vormen, welke in den loop van het onderzoek genotypisch verschillend zijn gebleken.

Het karakteristieke verschil tusschen smalbladige en breedbladige phaenotypen wordt terstond duidelijk door vergelijking van de figuren 1 en 2. Fig. 1 stelt voor een plant uit de clan II 7, bij het begin van den bloei, maar kan tevens dienen als representant van de smalbladige

---

<sup>1)</sup> Alle zinkographieën in deze verhandeling zijn reproducties naar schetsen, welke met behulp van een teekenprisma werden vervaardigd. Omtrekken en verhoudingen kunnen als photographisch juist worden aangenomen. Alleen de figuren 5, 6 en 7 zijn uit de vrije hand geteekend naar de levende objecten. De habitusfiguren en bladomtrekken zijn gemaakt naar gedroogd herbarium-materiaal, dat ter documentatie werd verzameld. De schetsen van de habitusfiguren zijn voor details duidelijker en beter dan de photo's naar levend materiaal.

vormen van stamgroep II. Fig. 2 stelt een plant voor uit de clan VI10 in hetzelfde stadium. Behalve verschillen in lengte-breedte-verhouding van het blad laten deze habitus-figuren twee verschillende overgangen zien van gesteeld naar zittend blad. Fig. 2 demonstreert duidelijke bladooren bij de onderste bladeren. De exemplaren, afgebeeld in de figuren 1 en 2, behooren tot de  $F_1$ -generaties van de clans II 7 en VI 10. Het blijvende verschil in bladvorm tusschen beide categorieën van phaenotypen blijkt reeds als men de kiemplantjes in op-

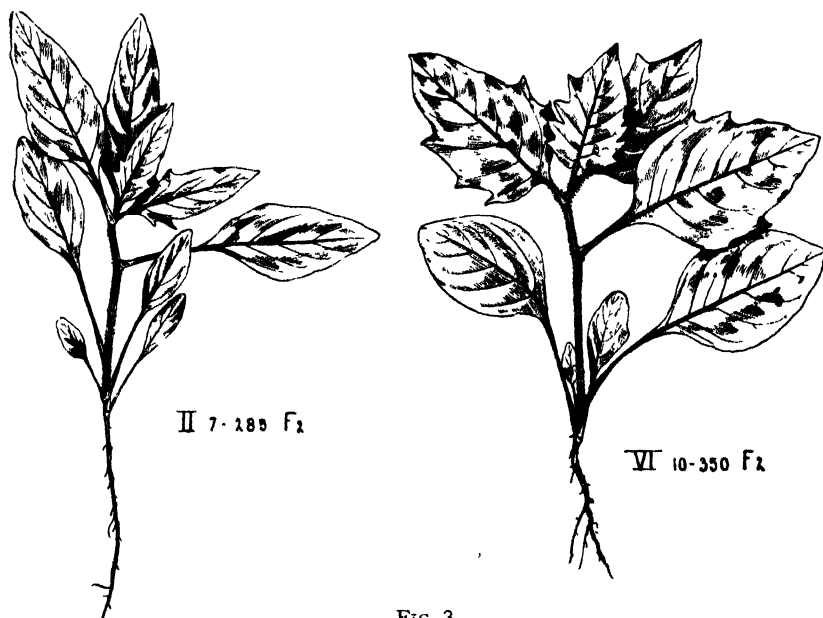


FIG. 3

eenvolgende generaties vergelijkt. Fig. 3 geeft een paar jonge plantjes weer uit de  $F_2$ -generaties van de clans II7 en VI10, waarbij het verschil in bladvorm even duidelijk uitkomt als in de figuren 1 en 2.

Als voorbeeld van een vorm, welke met betrekking tot het blad tusschen de typen van II 7 en VI 10 zou zijn te plaatsen, kan het phaenotype van clan V 13 dienen. Fig. 4 geeft een schets van de habitus bij een plant uit de  $F_1$ -generatie van clan V 13, in een stadium, volkomen vergelijkbaar met de schetsen van de figuren 1 en 2.

Wanneer de planten zijn uitgebloeid en de stengelbladeren reeds ten deele zijn verdord, hebben de uitgegroeide inflorescenties een ander

aspect aan den habitus gegeven. Vertakte exemplaren vallen nu op naast onvertakte en het phaenotypische beeld van de plant wordt

V<sub>13</sub> F<sub>1</sub>

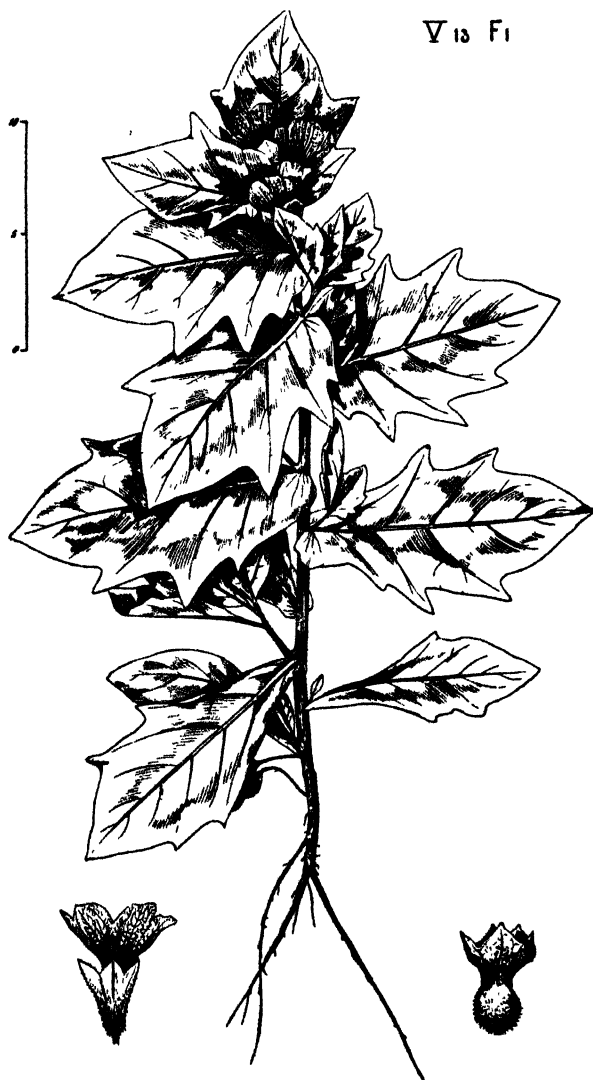


FIG. 4.

in niet geringe mate beïnvloed door de vruchten, welke in lange reeksen op de inflorescentie-assen staan. Karakteristiek voor verschillende vor-



men is de volgroeide, resistent geworden kelk. Phaenotypische verschillen, welke aan de bloemkelk zijn op te merken, worden in den vruchtkelk sterker geaccentueerd. Dit geldt in de eerste plaats voor de betanding. Groep II werd in hoofdzaak gekenmerkt door vormen met lange vruchtkelken, (minstens tweemaal zo lang als breed), met spitse, soms relatief lange kelktanden. Fig. 5 is een schets van een stukje uit het midden van de inflorescentie bij een exemplaar uit stamgroep II. Alle vruchtvormen in deze stamgroep waargenomen zijn tot op zekere hoogte tot dit vruchttype terug te brengen. In stamgroep VI daarentegen kwamen bijna uitsluitend vormen voor met korteren vruchtkelk (meestal niet langer dan anderhalf maal de breedte), stompere, kortere kelktanden en vaak zeer korten kelkzoom. Fig. 6 geeft een schetsje van de vruchten



FIG. 5.



FIG. 6.

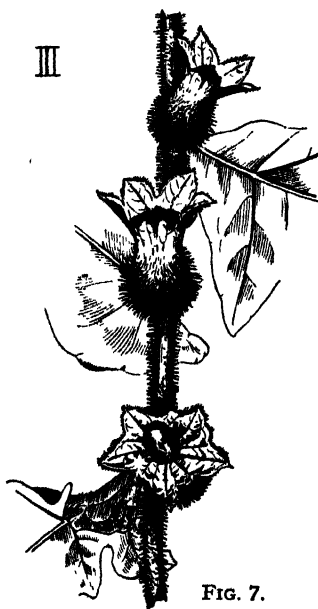


FIG. 7.

uit het midden van de inflorescentie bij stamplant VI 5 a., en kan gelden als gemiddeld vruchttype van de geheele stamgroep. Nog een ander vruchttype is in Fig. 7 afgebeeld, behoorend bij een exemplaar uit stamgroep III. Evenals voor den bladvorm gaf stamgroep III ook voor den vorm van de vruchtkelk de grootste verscheidenheid te zien. Ter illustratie van de verschillende „typen” zijn in fig. 8 een 5-tal vruchtvormen samengevoegd van stamplanten uit stamgroep III. No. 108 bezat een extreem lang type. Het type van no. 230 past bij de vruchtvormen van stamgroep VI, terwijl typen als van de nos. 2a, 144 en 57 ook in stamgroep II terug te vinden waren.

Deze verschillende vruchtvormen, met nog vele andere te vermeerderen, zijn geen modificaties van eenzelfde phaenotype, maar berusten op diversiteit en zouden, van een systematisch standpunt gezien, kunnen dienen als basis eener indeeling in microspecies.

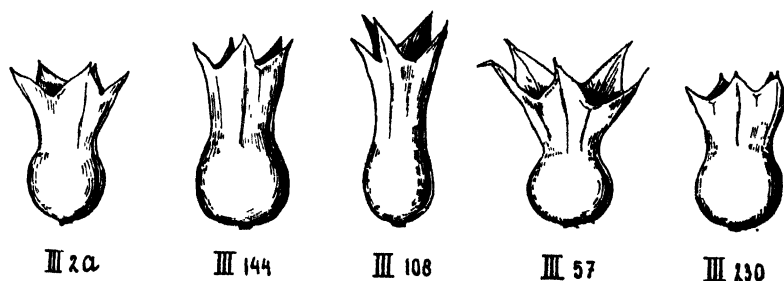


FIG. 8.

Betrekkelijk homogeen voor blad-, zoowel als vruchtkelk, was stamgroep VI, niettegenstaande deze kultuur zeer zeker nog een gemengde populatie vormde. De eenvormigheid van deze populatie was te merkwaardiger, omdat daarin naast *pallidus*- en *niger*-phaenotypen ook *medius*-phaenotypen voorkwamen, welke tenslotte alleen te onderscheiden waren op bloemkleur en voorkomen van anthocyaan. Noch het blad, noch de vruchtkelk gaven afdoende verschillenmerken ter onderscheiding. Een indruk van de habitueele overeenkomst tusschen *pallidus*- en *niger*-exemplaren kan worden verkregen als men fig. 9 (een *pallidus*-phaenotype) met fig. 2 (een *niger*-phaenotype) vergelijkt, beide habitusfiguren in hetzelfde stadium van planten uit de F<sub>1</sub>-generaties van stamplanten uit stamgroep VI.

Onder de in 1923 uitgezaaide nieuwe stamgroepen moet speciaal

melding worden gemaakt van stamgroep XVII. Het zaad voor deze groep was afkomstig van een op het eiland Tessel geïsoleerd aange-



troffen exemplaar, aldaar gevonden door Ir. M. DIJT. Deze stamgroep is dus te beschouwen als de F<sub>1</sub>-generatie van een enkel individu. Het

aspect van deze generatie was buitengewoon homogeen. De groep be-

XVII F<sub>1</sub>



FIG. 10.

stond uit lage, eenjarige vormen, grootendeels onvertakt, met tan-

delooze of bijna tandelooze bladeren en lichte, bleekgele bloemen met weinig geprononceerd adernet. (Zie gekleurde plaat fig. 6). Fig. 10 geeft het habitusbeeld van een exemplaar uit stamgroep XVII, in het begin van de bloeiperiode.

Er werden nog vele andere zaadmonsters uitgezaaid. De meeste daarvan zijn afkomstig uit botanische tuinen en werden verkregen door de vriendelijke bemiddeling van WITTE en CUNAEUS, hortulani te Leiden en te Delft. Van deze stamgroepen zullen verder slechts enkele ter sprake komen, voor zoover ze eenig belang hebben met betrekking tot het onderwerp.

De werkwijze voor verder onderzoek werd in de inleiding uiteengezet. De voornaamste stamplanten, welke in de volgende hoofdstukken steeds weer ter sprake komen, zijn: II 1a, 1b, 1c, 1d, 1e, 7, 26, 37. III 2a, 2b, 2c, 108. V 13. VI 3a, 3b, 3c, 3d, 3e, 3f, en 4 *pallidus*-phaenotypen; 5a en 10 *niger*-phaenotypen; 5b, 8, 9 en 11 *medius*-phaenotypen. Het geven van beschrijvingen van stamplanten en clans schijnt mij toe weinig waarde te bezitten. Dit zou in laatste instantie neerkomen op het naast elkaar stellen van door het onderzoek toevallig geïsoleerde phaenotypen. Inplaats daarvan zal treden een bespreking van enkele kenmerken, voor zoover deze controleerbaar waren in hun gedrag bij verschillende clans. Hierdoor wordt het doel van het onderzoek, een phaenotypische analyse (zie Inleiding), stellig beter benaderd. Het genetisch verband tusschen individuen en generaties behoorende tot één clan vormt de gemeenschappelijke afstamming, het genotype van de stamplant. De relatie tusschen clans onderling bestaat in gemeenschappelijke herkomst uit eenzelfde stamgroep. Indien de phaenotypische verschillenmerken van de moederplanten der clans op verschillen in constitutie berusten, zal dit kunnen blijken uit de diversiteit en variabiliteit van volgende generaties. Ten bewijze, dat de door dit onderzoek gevonden uitersten van phaenotypisch vererfbare kenmerken, de mogelijke grenzen van *H. niger* benaderen, kan worden aangevoerd, dat het passeeren aan de revue van het herbariummateriaal uit Berlijn, Weenen, Brussel, Stockholm en Leiden met betrekking tot blad- en vruchtvorm, wel andere combinaties van kenmerken, maar geen grootere extremen liet ontdekken. Dit gezamenlijke herbariummateriaal omvat een zeer groot aantal planten, verzameld ongeveer vanaf LINNAEUS tot op dezen tijd in alle deelen van de oude wereld. Er moge hier nog eens op gewezen worden, dat in vele gevallen bij het ver-

zamelen van herbarium-materiaal er onwillekeurig of willekeurig naar gestreefd wordt steeds zoodanige „typen” te kiezen, welke aan de diagnose beantwoorden. Het kan aan geen twijfel onderhevig zijn, dat op deze wijze heterogene constituties, als microspecies of variëteiten worden samengevoegd. *H. agrestis* levert hiervoor wel het overtuigendste bewijs.

Achtereenvolgens zullen nu worden besproken: de beharing, de vertakkingswijze, bloemkleur en anthocyaanfactoren, de bladvorm, vorm van den vruchtkelk en het alkaloïde-gehalte.

## VIJFDE HOOFDSTUK

### OVER DE BEHARING

Over het algemeen kan van de beharingswijze weinig met zekerheid gezegd worden. Gradaties in lengte en dichtheid zijn in extreme gevallen wel duidelijk waarneembaar, maar bij de talloos vele overgangen uiterst moeilijk te documenteeren.

*H. niger* is altijd behaard. De beharing is het dichtst en het langst op de jonge plantendeelen: groeitoppen, jonge vruchten, de nerven aan de onderzijde van zich pas ontplooiende bladeren. De volwassen plantendeelen zijn niet de geschiktste organen om de beharing vergelijkenderwijze te bestudeeren. Het beste vergelijkingsobject om de beharingswijze als vererfbaar kenmerk in verschillende clans te vervolgen, is wellicht de jonge stengel van de kiemplanten.

Een paar uitersten van beharingswijze gaven de clans II 1b en II 1c. Zeer karakteristiek was het verschil in de  $F_1$ -generaties van de beide stamplanten. In Fig. 11 zijn tegenlichtopnamen van een tweetal jonge plantjes gereproduceerd; links een exemplaar uit II 1c  $F_1$ , schraal en relatief kort behaard, rechts een exemplaar uit II 1b  $F_1$ , dicht en lang behaard. De afgebeelde plantjes behoorden tot potkulturen. Vergelijking van de potkulturen met kiemplantjes van dezelfde groepen op den vollen grond bewees, dat de wijze van cultuur wel is waar eenigen invloed had op de absolute lengte van de haren, maar het verschil in beharingswijze tusschen beide generaties volkomen bleef bestaan. De potkulturen vertoonden een wat langere beharing van den stengel dan de gelijktijdig te velde staande groepen. Voor beide  $F_1$ -generaties is de beharingswijze plant voor plant gecontroleerd en het verschil tusschen beide groepen geconstateerd. Het verschil tusschen beide clans is wel eenigszins blijven bestaan, maar het verschil van beharingsbeeld was in latere generaties niet meer zoo typisch, en bij de „langharige” vorm veel variabeler dan bij „kortharige”.

Tusschen deze beide wijzen van beharing komen ook velerlei overgangen voor, zoowel wat de lengte van de haren als de dichtheid van beharing aangaat. De hierboven gegeven voorbeelden zijn uitersten, maar „tusschenvormen” zijn door inspectie niet gemakkelijk te definiëren.

Een voorbeeld van een splitsende generatie gaf II 7 F<sub>1</sub>, waarin sterk behaarde (no. 479), zwak behaarde, zelfs bijna kale (no. 295) individueel-typen voorkwamen. Het aantal overgangsvormen is legio en bij gebrek aan een eenvoudige methode ter documentatie kon het erfelijk gedrag van een beharingswijze niet worden vervolgd.

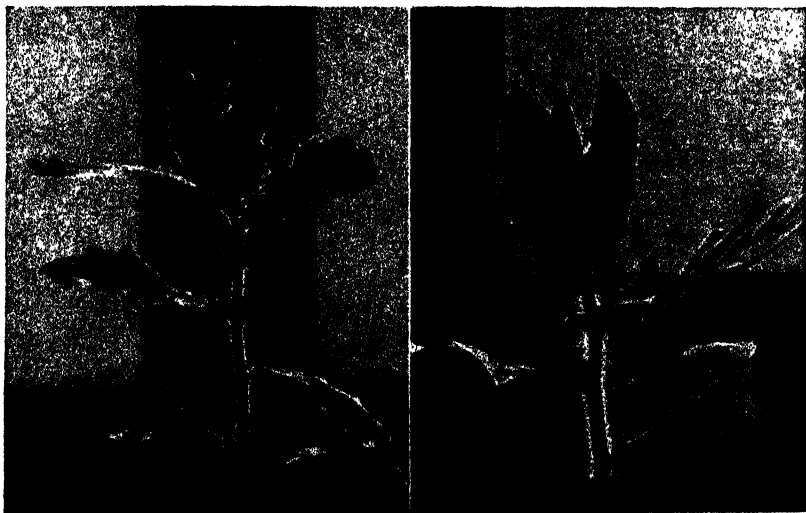


FIG. 11.

Enkele clans muntten uit door sterke beharing op de jonge plantendeelen, voornamelijk VI 10. In VI 10—346 F<sub>2</sub> werden exemplaren aangetroffen met haren van  $\pm 1$  cm. lengte op de jonge vruchten. Zwak behaarde vormen, zooals die in de clans van stamgroep II werden waargenomen, kwamen in de clans van stamgroep VI niet voor.

Uit de waarnemingen bij de clans II 1b en II 1c valt af te leiden, dat verschillen in beharing niet geheel als toevallige modificaties van het haarkleed zijn op te vatten, maar door genotypische verschillen mede worden veroorzaakt.



## ZESDE HOOFDSTUK

### OVER VERTAKTE EN ONVERTAKTE INDIVIDUEEL-TYPEN

SIIM-JENSEN (1901 p. 21) heeft in zijn morphologische studie over *H. niger* ook de vertakkingswijze nagegaan bij den eenjarigen vorm. Volgens dezen auteur kunnen bij  $\pm 100$  cm. hooge planten in de oksels der eerste bladeren reeds zeer kleine zijtakken ontstaan; in de hooger gelegen bladoksels worden de zijassen wat krachtiger en kunnen bloemen dragen. In de door hem onderzochte gevallen droegen hoogstens 6 à 7 van de bovenste stengelbladeren aan de hoofdas nog goed ontwikkelde zijassen van de eerste orde. (Zijassen van de tweede orde worden maar zelden gevormd). Bij kleinere,  $\pm 50$  cm. hooge exemplaren wordt de vertakking beperkt tot kleine dunne zijtakjes, welke geen bloemen meer dragen; bij nog kleinere exemplaren zijn alleen nog maar rudimenten van zijassen over.

Inderdaad heb ik gedurende vier jaren in mijn kulturen exemplaren kleiner dan 50 cm. in den regel onvertakt aangetroffen. Dit zou in aansluiting met de voorstellingswijze van SIIM-JENSEN aanleiding kunnen geven tot de opvatting, dat alleen bij kleine exemplaren zijassen ontbreken. Deze opvatting is in het algemeen juist voor zoover de hoogte kan gelden als maatstaf voor meer of minder krachtige ontwikkeling van het individu. Gedurende mijn kultuurproeven heb ik de krachtigste exemplaren altijd, de zwakste exemplaren nooit vertakt aangetroffen. Onvertakte exemplaren zijn evenwel niet altijd zwak of klein, maar kunnen 80 tot 90 cm. hooge, goed ontwikkelde planten zijn.

Onderstaand tabelletje is voldoende om te demonstreeren, dat de mate van vertakking niet altijd parallel loopt aan lengte-ontwikkeling. L = lengte in cm., d. w. z. de hoogte van het individu of afstand van de grens tusschen hypocotyl en wortel tot aan den top, gemeten aan het einde van de bloeiperiode. A = aantal vruchtdragende zijtakken van de eerste orde; de met \* gemerkte cijfers beduiden kleine zijtakjes, die geen vruchten dragen.

II 1a F <sub>1</sub>			II 1a F <sub>2</sub>			V 13 F <sub>1</sub>			VI 4 F <sub>1</sub>		
no	L	A	no	L	A	no	L	A	no	L	A
360	50	0	19	58	0	256	45	0	546	57	0
361	50	0	21	60	0	479	50	1*	274	60	7
492	52	0	15	63	0	269	56	6	547	63	2
493	56	0	20	63	0	261	58	0	543	66	3
364	72	0	11	69	0	258	60	0	273	70	2
363	76	0	13	74	0	264	60	2	542	72	6
491	76	0	12	84	2*	494	60	5	541	73	5
356	80	0	16	87	0	472	60	6	544	74	2
490	86	0	14	91	0	470	62	2	276	78	5
359	87	0	17	106	2	266	65	3	421	96	1*
357	92	2*	9	112	3	255	65	2	418	107	3
358	93	2*	10	117	4	265	65	8	422	113	4

Een twaalfstal individuen zijn als vertegenwoordigers van een groep in volgorde van de lengte gerangschikt.

In de clan II 1a bleef de lengte een goede maatstaf voor de individuele ontwikkeling van de plant. Uit het lijstje voor de F<sub>1</sub>- en de F<sub>2</sub>-generatie ziet men, dat de hoogste individuen vertakt zijn. Uit het lijstje voor V 13 F<sub>1</sub> blijkt, dat bij eenzelfde lengte, ontwikkeling van zijassen in verschillende mate kan optreden, terwijl uit het lijstje voor VI 4 F<sub>1</sub> is aan te toonen, dat de krachtigste vertakking volstrekt niet gepaard behoefte te gaan met de grootste lengte-ontwikkeling (vergelijk nos. 274 en 421).

SIIM-JENSEN heeft voor de mate van vertakking statistische gegevens verzameld en onderstaande tabel (l. c. p. 22) geeft een overzicht van het aantal bloemdragende zijassen van de eerste orde bij 275 eenjarige planten:

aantal zijassen:	1	2	3	4	5	6	7
aantal planten:	189	42	27	8	3	2	4

Op deze 275 individuen kwamen slechts 4 exemplaren voor met 1 tot 3 zijassen van de 2e orde. Uit dit overzicht, blijkt dat naar mate meer zijassen uitgroeien, het aantal gecaliseerde gevallen daalt. Het onderzoeksmateriaal van SIIM-JENSEN was afkomstig uit den bot. tuin te Marburg en deze gegevens hebben zeer waarschijnlijk betrekking op een gemengde populatie, of, juister wellicht, op een deel daarvan; de onvertakte exemplaren zijn buiten beschouwing gelaten.

Reeds eerder werd betoogd, dat het ontbreken van zijassen aan de hoofdas niet zonder meer te beschouwen is als een direct gevolg van de constitutie, maar in hooge mate afhankelijk van de heerschende milieu-invloeden voor het individu (Zie Hoofdstuk III). Bij een onvertakte plant zijn bijna altijd rudimenten van zijassen terug te vinden. Het zou juist zijn bij onvertakte exemplaren te spreken van onderdrukken van zijassen in plaats van ontbreken daarvan. Zeker is, dat ongunstige condities het optreden van onvertakte individuen in een generatie bevorderen. Het is niet ondenkbaar, dat afgescheiden van alle modificatie-mogelijkheden van de vertakkingswijze, voor het optreden van onvertakte individueel-typen ook genetische oorzaken zouden bestaan, maar het opsporen daarvan wordt zeer moeilijk, indien men de uitwendige invloeden niet beheerschen kan. Men behoeft slechts te bedenken, dat op een dicht bezaaid bed een kultuur ontstaat van bijna uitsluitend eenstengelige individuen (wanneer daarin niet bijtijds wordt gedund), om in te zien, dat de milieu-invloeden een bepaalde tendenz voor het onderdrukken of uitgroeien van zijassen zouden kunnen bedekken. (Voorbeelden van dergelijke kulturen hebben opgeleverd een aantal *pallidus*-generaties, en  $F_2$ -generaties van *medius*-phaenotypen uit stamgroep VI; een  $F_2$ -generatie van II 26, een drietal  $F_3$ -generaties van den bastaard VI 4 *pallidus*  $\times$  II 7 *niger*).

Voor zoover naast elkaar gekweekte generaties op eenzelfde akker, bij gelijke verzorging vergelijkbaar kunnen worden geacht, is er in mijn kulturen van erfelijke verschillen tusschen vertakte en onvertakte individueel-typen weinig merkbaar geweest. Vertakte, zoowel als onvertakte individuen geven een gemengde nakomelingschap van vertakte en onvertakte planten. Onvertakte stamplanten uit stamgroep II waren: 1a, 1b, 1c, 1a en 1e; krachtige, vertakte exemplaren: 7, 26 en 36. Tenopzichte van de vertakkingswijze leverden de  $F_1$ -generaties van beide categorieën geen verschil op, met uitzondering van II 1a. Ook in volgende generaties bleven steeds een groot aantal onvertakte individuen voorkomen. Met stamplanten uit andere groepen was het resultaat geheel overeenkomstig. V 13, III 2a, 2b en 2c waren krachtige, vertakte planten; eenstengelige individuen kwamen in volgende generaties steeds weer voor. III 108 was een zwak, onvertakt plantje, ca. 65 cm. hoog in uitgebloeiden toestand, met slechts een 10-tal vruchten. Volgende generaties in deze clan III 108 gaven deels onvertakte, deels sterk vertakte, krachtige planten met 6 à 7 rijk vruchtdragende zijas-

sen. Het gewas overtrof de oorspronkelijke moederplant verre in hoogte: de planten werden 130 tot 150 cm. hoog.

Het is duidelijk, dat men de milieu-invloeden van naast elkaar ge-weekte groepen slechts ten deele gelijk mag achten, zoo lang men op zaaïen in den vollen grond is aangewezen. De groeivoorwaarden voor de individuen afzonderlijk zijn ook door tijdig uitdunnen niet gelijk te maken. Nog problematischer is de vergelijking van opeenvolgende generaties, omdat men ieder jaar op nieuwen grond moet zaaïen en de weersinvloeden in verschillende jaren zeer zeker niet gelijk zullen zijn. De numerieke verhouding tusschen vertakte en onvertakte planten in opeenvolgende generaties is zeer wisselend en veel meer de uitdrukking van het totaal der milieucondities, dan van een bepaalde constitutie. Voortgezette selectie heeft (bij zoo gunstig mogelijke voorwaarden) niet kunnen leiden tot een zuiver uit vertakte of zuiver uit onvertakte individuen bestaande generatie.

Rekening houdende met de bezwaren voor een juiste beoordeeling valt uit enkele waarnemingen af te leiden, dat in sommige gevallen een bepaalde tendenz tot het vormen van eenstengelige individuen, (of juist wellicht, een verhoogde modificeerbaarheid tot eenstengelige individuen) zou kunnen bestaan. Deze tendenz zou ook van geno-typischen aard kunnen zijn.

Er is verschil in de wijze waarop vertakte individuen tot stand komen. In de clans van stamgroep II (Klagenfurth) waren sterk vertakte individuen altijd in de minderheid. In den regel ontwikkelden zich bij vertakking onder de hoofdinflorescentie slechts een of twee zijassen, welke nagenoeg gelijktijdig met de hoofdas uitgroeien; dus bij het begin van de bloeiperiode. Deze zijtakken kunnen zich al of niet tot vruchtdragende zijassen ontwikkelen. De overige okselloten komen niet of slechts heel armelijk tot ontwikkeling.

Er zijn ook gevallen, waarin de zijassen vrij regelmatig uit de oksels der stengelbladeren te voorschijn treden nog vóór de bloeiperiode is ingetreden. Dan ontstaan planten van weelderigen habitus met meerdere (tot acht) vruchtdragende zijtakken. De laatst genoemde wijze van vertakking was algemeen voor de clans van stamgroep II, V en VI. — De planten worden daarbij in den regel ook niet zoo hoog als bij de eerstgenoemde vertakkingswijze, welke in de clans van groep II meer algemeen was. Scherp gescheiden categorieën zijn deze beide vertakkingswijzen niet.

Het rijkst aan onvertakte individuen voor alle generaties was clan II 1a, van alle andere clans uit stamgroep II onderscheiden door zeer lange bladeren, en lange internodien. De stamplant, 118 cm. hoog, onvertakt, was geen zwak exemplaar. De  $F_1$ -generatie bestond bijna uitsluitend, (tot aan de bloeiperiode geheel), uit onvertakte planten. In de  $F_2$ - en  $F_3$ -zuster generaties daalde het percentage van onvertakte individuen niet beneden 80 %, onverschillig of de moederplant al dan niet zijassen droeg. De vertakte planten hadden voor verreweg het grootste deel maar een of twee zijassen. In de  $F_3$ -generatie van een vertakte  $F_2$ -plant ontwikkelden eenige, met opzet ruim geplaatste, individuen zich toch weer tot sterk vertakte planten.

Het krachtigste exemplaar van II 1a-356-2  $F_3$  was ruim 150 cm. hoog en bezat 14 zijassen, waarvan er 8 tot vrucht dragende zijtakken waren uitgegroeid.

Een analoog geval van een groot percentage eenstengelige individuen leverde stamgroep XVII, de  $F_1$ -generatie van het Tesselsche exemplaar. De planten bezaten een laag type en waren gemeenlijk niet hooger dan 50 cm. De krachtigste individuen hadden twee kleine zijtakjes en waren 70 cm. hoog. In de  $F_2$ -generatie werden weer meer vertakte exemplaren aangetroffen.

Bij andere vormen werd steeds een groot aantal individuen vertakt aangetroffen. Vergelijking van een aantal gelijktijdig te velde staande generaties der verschillende clans wees uit, dat het aantal vertakte individuen gemiddeld niet stijgt boven 50 %.

De gevolgtrekkingen, waartoe deze waarnemingen leiden, zijn: 1°. dat het uitgroeien van zijassen bij eenjarige vormen in hooge mate aan modificatie onderhevig is; 2°. dat diversiteit tusschen vertakte en onvertakte vormen niet gebleken is, maar mogelijk door de modificeerbaarheid van de vertakkingswijze bedekt wordt.

Nader onderzoek zal moeten uitmaken in hoeverre liet onvertakt blijven van een aanzienlijk percentage der individuen, zooals in clan II 1a, aan een bepaalde constitutie gebonden is.

## ZEVENDE HOOFDSTUK

### OVER BLOEMKLEUR EN ANTHOCYAAAN-FACTOREN

De bloemkroon bevat twee kleurstoffen: een roodvioletten kleurstof, anthocyaan, welke in het celvocht is opgelost, en een gele kleurstof, die uitsluitend aan chromoplasten gebonden is (SIM-JENSEN 1901, p. 48). De gele kleurstof is egaal verbreid in de bovenste helft van de bloemkroon en vormt een fond, waarop het adernet met anthocyaan-kleur is afgeteekend. De blauwe tekening van het adernet ontstaat, doordat het anthocyaan den zoom der vaatbundels volgt en de naaste omgeving kleurt. In de keel van de bloemkroon is de netvormige tekening tot een egale, ringvormige, donker-violetten vlek samengevloeid.

De verschillen in het kleuraspect van de bloem bij verschillende vormen zijn aanzienlijk. De gele kleur wisselt van okerkleurig (donkergeel) of chromaat-kleurig (lichtgeel) tot kleurloosheid (wit), terwijl variaties van het anthocyaan zich openbaren in intensiteit, ten deele ook in meerdere of mindere uitgebreidheid van het blauwe adernet over de oppervlakte van de bloemkroon. Combinaties uit beide kleurtypen komen voor, schijnbaar zonder correlatief verband.

Naast beide genoemde kleurstoffen komt in de bloemkroon ook nog wat chlorophyl voor. CORRENS (1903, p. 142) zegt nadrukkelijk, dat er geen correlatie bestaat tusschen het anthocyaangehalte en het carotin-, resp. chlorophylgehalte van de bloemkroon.

Denkt men zich een kleur-schaal van okergeel en chromaatgeel tot wit, vervolgens een blauw adernet, waarvan men de intensiteit, dichtheid en uitgebreidheid wijzigen kan, en dat op ieder willekeurig deel van de schaal is aan te brengen, dan heeft men een ruw beeld van de combinatie-mogelijkheden in bloemkleur-aspect bij *H. niger*.

Een phaenotypische analyse van beide kleuren stuit op verschillende moeilijkheden en wel in de eerste plaats op de bijna onuitvoerbare documentatie van kleuraspecten in verschillende generaties, in de tweede plaats op de kleurverandering, welke eenzelfde bloem ondergaat in

verschillende ouderdomsstadia. Het beste stadium ter beoordeeling van het kleuraspect schijnt mij het tijdstip, waarop de bloem zich pas geopend heeft. Spoedig daarna verliest de gele kleur aan intensiteit; de okerkleur lost op in vuil geel, of verbleeft tot een flets geel tintje. Vermoedelijk is dit verschijnsel toe te schrijven aan het geringe weerstandsvermogen der chromoplasten. In bloemen, ouder dan een dag, zijn de chromoplasten dikwijls niet meer zichtbaar en is de gele kleurstof schijnbaar in het celvocht opgelost. De anthocyaankleur is stabiel, maar behoudt haar volle intensiteit ook niet zeer lang. De kleurenwijziging staat stellig onder invloed van het licht. De onder stolpen (zie p. 201) geïsoleerde exemplaren behouden de oorspronkelijke kleuren veel langer dan de onbeschermden individuen. Onbekende oorzaken kunnen het kleurenbeeld zelfs totaal wijzigen. In 1924 werd in een, ook voor het bloemaspect, zeer homogene kultuur één exemplaar (II 1a—356 F<sub>2</sub> no. 2) aangetroffen, waarbij het blauwe adernet totaal uit de bloemkronen verdwenen was. De nakomelingschap, door zelfbestuiving verkregen, vertoonde echter geen enkele abnormaliteit meer; alle exemplaren bezaten weer het voor de clan II 1a typische bloemaspect: donkergeel fond met paars adernet.

Maar al ontbrak ook het middel ter analyse, zoo kon toch door inspectie, op grond van herinneringsbeelden gesteund door kleurschetsen, in sommige gevallen een zekere graad van constantheid in bloemaspect worden geconstateerd. Enkele karakteristieke voorbeelden van waargenomen bloem-phaenotypen worden hier genoemd.

In de clans II 1a, VI 5a en VI 10 bleef in alle generaties het okerkleurig fond, bij de stamplanten waargenomen, met zeer geringe variaties behouden. Het bloemaspect voor VI 5a en VI 10 was volmaakt identiek; het donkere fond was onafscheidelijk gepaard met een donker, grof geteekend, tot aan den rand toe uitgebreid adernet (zie gekleurde plaat fig. 9). Bij II 1a was het adernet fijner geteekend, waardoor de ongerepte kleur van den ondergrond opvallend werd (zie gekleurde plaat fig. 3 en 4). Het constante bloem-aspect van deze drie clans is waargenomen tot in F<sub>3</sub>-zuster generaties van de stamplanten.

Een lichtgeel fond bleek eveneens constant te kunnen zijn. Dit was o. a. het geval in de clan van het Tesselsche exemplaar (stamgroep XVII); het lichte fond was gepaard aan een niet zeer donker adernet, dat aan den rand van de bloemkroon dikwijls vervaagde (zie gekleurde plaat fig. 10). Dit bloemaspect van groote homogeniteit is constant





## VERKLARING DER AFBEELDINGEN OP DE GEKLEURDE PLAAT.

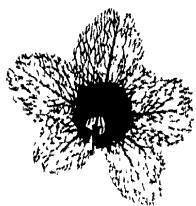
### BLOEMTYPEN VAN ENKELE CLANS

- Fig. 1 en 2, lichtgeel, adernet zwak geteekend: III 6 *pseudomedi*us.  
„ 3 en 4, donkergeel, fijn adernet scherp geteekend: II 1a *niger*.  
„ 5 en 6, lichtgeel of donkergeel, grof adernet scherp geteekend:  
III 2 c *niger*.  
„ 7 en 8, bijna kleurloos, adernet aan den rand vaak blauw  
uitvloeiend: III 2a *niger*.  
„ 9 „ donkergeel, zeer grof geteekend adernet: VI 10 *niger*.  
„ 10 „ lichtgeel, adernet niet altijd tot aan den rand toe  
gekleurd: XVII *niger*.  
„ 11 en 12, bloemtype van VI 4 *pallidus* F<sub>1</sub>.  
„ 13 en 14, „ „ VI 4 *pall.* × II 7 *nig.* F<sub>1</sub>, kunst-  
matige bastaard.\*)  
„ 15 en 16, bloemtype van II 7 *niger* F<sub>1</sub>.

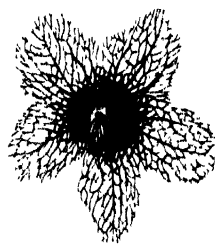
\*) Indien men dit *medius*-phaenotype vergelijkt met het *niger*-phaenotype van fig. 10 (Tesselsche vorm), dan valt een sterke gelijkenis op tusschen deze genotypisch verschillende vormen (zie tekst p. 226). Er zijn ook *medius*-phaenotypen waargenomen, die volkomen het aspect hadden van fig. 1 en 2.



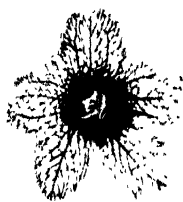
1



3



5



7



4



6



8



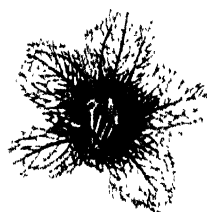
9



10



11



12



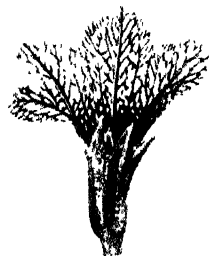
13



14



15



16



waargenomen tot in  $F_3$ -generaties van de stamplant. Een soortgelijk bloemtype bezat dan III 6; een lichtgeel fond met een zwak geteekend adernet, dat den rand van de bloemkroon niet bereikt (zie gekleurde plaat fig. 1 en 2).

Een bijna kleurloos, wit fond met sterk blauw gekleurd, dicht adernet, vertoonde de nakomelingschap van een Moravische plant, waarvan zaad was verzameld door Dr. B. H. DANSER nabij Voitelsbrunn (stamgroep CXXIV). Een dergelijk bloem-type gaf clan III 2a te zien, maar met even geel aangelopen ondergrond (zie gekleurde plaat fig. 7 en 8).

Hierteenover staan de gevallen, waarin het bloemaspect van de stamplant niet zoo uniform bewaard bleef, of in  $F_2$ - en  $F_3$ -zuster-generaties meer of minder duidelijk tot splitsingen in nieuwe phaenotypen had aanleiding gegeven. Nauwkeurige gegevens konden wegens genoemde bezwaren niet verkregen worden. In het algemeen kan worden gezegd, dat kleurwijziging van het fond der bloemkroon sterker opvalt dan van het blauwe adernet.

Het anthocyaan blijft niet altijd beperkt tot de bloemkroon, maar komt, vooral bij donkerbloemige individucel-typen ook te voorschijn aan de toppen van hoofdstengel en zijassen („Hochblätter”) bij jonge planten. Nog niet in bloei gekomen exemplaren zijn dan reeds als anthocyaanhoudend te herkennen. Aan de onderzijde der jonge blaadjes hebben de nerven vlak bij de bladbasis een metaalblauwen glans, de bladsubstantie daartusschen een violet-roode tint. Het „metallica-kenmerk”, zooals ik het noemen wil, gaat tegen het begin van de bloei-periode verloren en is bij volgroeide exemplaren geheel verdwenen. Het ephemere bestaan van dit kenmerk belet niet, dat het als bijzonder karakteristiek wordt opgemerkt. Het metallica-kenmerk werd met groote mate van constantheid waargenomen in de clans VI 5a, VI 10, V 13 en III 2a. Wanneer in een clan (bijv. III 108) lichtbloemige en donkerbloemige individueel-typen voorkwamen, was ook het metallica-kenmerk uitsluitend bij de donkerbloemigen op te merken. Het metallica-kenmerk is voor bepaalde *niger*-constituties zóó typeerend, dat in de  $F_3$ -generatie van een kruising tusschen een zoodanig *niger*- en een of ander *pallidus*-exemplaar, de zuivere *niger*-phaenotypen reeds vóór den bloei foutloos worden herkend. Het kenmerk ontbreekt bij alle *medius*-vormen,

Niet zelden vertoont het anthocyaan zich ook in de jonge vruchten,

om daaruit bij toenemende rijpheid weer te verdwijnen. Deze „cyanocarpie” is niet vererfbaar. Hoewel cyanocarpie vaak voorkomt bij exemplaren, welke het metallica-kenmerk bezaten, is dit geenszins regel. Cyanocarpie kan ook optreden, zonder dat het metallica-kenmerk zichtbaar is geweest <sup>1)</sup>.

Wordt een donkerbloemige *niger*, met intens gekleurd, tot aan den rand van de bloemkroon uitgebreid adernet, gekruist met een *pallidus*, dan heeft de bastaard bloemen, die met betrekking tot kleur-intensiteit en teekening van het adernet intermediair zijn te noemen (zie gekleurde plaat fig. 11 tot 16). De teekening van het adernet bij de *medius*-bloem is minder grof dan bij *niger*, dunner van lijn, naar den rand toe vaak ijler wordend, aan de buitenzijde van de bloemkroon meestal minder duidelijk dan bij *niger*, soms gereduceerd tot enkele vage strepen of vlekken. De diversiteit van *niger*-phaenotypen is echter zóó groot, dat de bloem eener *medius*-constitutie met het beschreven aspect in de rij van *niger*-phaenotypen is te rangschikken. Dientengevolge kunnen er *niger*-phaenotypen bestaan, die van *medius*-phaenotypen door inspectie niet meer te onderscheiden zijn. Voor dergelijke phaenotypen wordt de term *pseudomedi*us ingevoerd. Deze vormen hebben dus het aspect van *medius*, maar splitsen bij zelfbestuiving geen *pallidus* af. Een voorbeeld hiervan is III 6 (zie gekleurde plaat fig. 1 en 2), waarvan het bloemtype volkomen constant bleef.

Hoe zwakker nu de anthocyaanteekening van het *niger*-phaenotype is, des te moeilijker wordt de onderscheiding bij inspectie tusschen *medius* en *niger* in de  $F_2$ -generaties van kruisingen met een *pallidus*-vorm; in sommige gevallen zeer onzeker, in andere gevallen geheel onmogelijk <sup>2)</sup>. Daardoor valt een absoluut onderscheid tusschen *medius* en *niger* geheel weg. In twijfelachtige gevallen kan de bastaard-natuur van een plant alleen blijken door een zelfbestuiving.

<sup>1)</sup> Niettegenstaande de blauwe vruchten in den regel goed zaad leveren, ben ik niet zeker, dat „cyanocarpie” geen verband houdt met ziekte-verschijnselen. Vermelde dwergziekte (pag. 197) had bijna altijd cyanocarpie ten gevolge. Ook aan het plotselinge afsterven van gezonde planten (pag. 197) was dikwijls cyanocarpie voorafgegaan.

<sup>2)</sup> Het is CORRENS (1903, p. 144) blijkbaar niet onbekend geweest, dat *medius* kan optreden in vormen, die van *niger* moeilijk te onderscheiden zijn. Op de geciteerde plaats spreekt hij van bastaarden met lichtere, minder anthocyaanhoudende en donkere, meer anthocyaanhoudende bloemkroon, waarbij de donkere niet altijd even gemakkelijk van *H. (niger) annuus* te onderscheiden viel.

Het bestaan van allerlei gradaties voor het anthocyaan als gevolg van diversiteit is moeilijk te vereenigen met een unifactorieele splitting; een constant *medius*-phaenotype is daarbij ook niet denkbaar. De groote verscheidenheid in bloemaspect bij *H. niger* wijst meer op quantitative dan op kwalitatieve verschillen. Zoo ontstond het vermoeden, dat deze verschillen afhankelijk konden zijn van cumulatief-werkende constitutie-elementen. Uit de procentische samenstelling van  $F_2$ -generaties der bastaarden tusschen *niger*- en *pallidus*-exemplaren kon deze veronderstelling eenigszins aannemelijk worden gemaakt.

In stamgroep VI, welke in hoofdzaak uit *pallidus* bestond, kwamen ook *medius*- en *niger*-exemplaren voor. Op de habitueele overeenkomst van *niger*- en *pallidus*-phaenotypen in deze stamgroep is reeds gewezen in hoofdstuk IV. In 1922 werden een viertal *medius*-exemplaren zelfbestoven (VI 5b, 8, 9 en 11). De  $F_2$ -generaties van deze spontane bastaarden waren, ieder voor zich zoowel als onderling, zóó homogeen, dat alleen het bloemaspect een onderscheiding in *pallidus*-, *medius*- en *niger*-phaenotypen mogelijk maakte. *Pallidus* is steeds te herkennen aan het ontbreken van anthocyaan. De *niger*-vorm in deze serie proeven bezat bovendien het metallica-kenmerk, waardoor reeds vóór den bloei een criterium ter onderscheiding van *medius*-exemplaren was gegeven. (Niettegenstaande het anthocyaan in het *medius*-phaenotype moest domineeren gedroeg het metallica-kenmerk zich als recessief: 25% „metallica” tegenover 75% „niet-metallica”). De *medius*-phaenotypen, gekarakteriseerd door een goed herkenbare intermediaire bloem, bezaten het metallica-kenmerk niet. Bij een dagelijksche inspectie van deze  $F_2$ -generaties werd iedere plant geëtiquetteerd, zoodra de eerste bloemen zich openden. De tellingen aan het einde van de bloeiperiode gaven het volgende resultaat:

moederplant	<i>pallidus</i>	<i>medius</i>	<i>niger</i>	n
VI 5b	34 = 26.2 %	64 = 49.2 %	32 = 24.6 %	130
8	28 = 28.0 %	45 = 45.0 %	27 = 27.0 %	100
9	38 = 29.2 %	60 = 46.2 %	32 = 24.6 %	130
11	21 = 34.4 %	22 = 36.1 %	18 = 29.5 %	61
Totaal	121 = 28.7 %	191 = 45.4 %	109 = 25.9 %	421

De splitsing van VI 11  $F_2$  vertoont weinig overeenstemming met de theoretisch te verwachten procentgetallen : 25 % *pallidus*, 50 % *medius* en 25 % *niger*. De grootste afwijking ligt in de *medius*-rubriek met 50 %—36 % = 14 %, maar valt door het geringe aantal individuen niet buiten de toelaatbare foutengrens. De gemiddelde fout  $m = 6.4$  % <sup>1)</sup>. De afwijking ligt tusschen 2 m en 3 m. Het getal behoeft dus geen bijzondere beteekenis te hebben en kan toeval zijn. Merkwaardig is wel, dat CORRENS een dergelijke verhouding gevonden heeft bij potkulturen : 32 % *pallidus*, 38 % *medius* en 30 % *niger*.

Een kunstmatige bastaard tusschen habitueel zeer verschillende individueel-typen werd in 1923 verkregen uit II7 *niger* en VI 4 *pallidus*. De reciproke  $F_1$ -generaties maakten een zeer homogenen indruk, ook voor het bloemaspect. Het *pallidus*-phaenotype van VI4 was constant, maar het bloemtype van het *niger*-exemplaar II7, ongeveer als dat van II 1a (zie gekleurde plaat fig. 3 en 4), bleek phaenotypisch niet constant vererfbaar; het metallica-kenmerk ontbrak. Niettemin was het *medius*-phaenotype in drie van de zes  $F_2$ -generaties der  $F_1$ -bastarden goed herkenbaar (zie gekleurde plaat fig. 11—16). Het resultaat van de tellingen na den bloei volgt hieronder.

moederplant	<i>pallidus</i>	<i>medius</i>	<i>niger</i>	n
4 pall. × 7 nig. $F_1$ no 404	72 = 28.2%	119 = 47.6%	64 = 25.1%	255
7 nig. × 4 pall. $F_1$ no 268	32 = 25.4%	64 = 50.8%	30 = 23.8%	126
7 nig. × 4 pall. $F_1$ no 278	17 = 26.6%	31 = 48.4%	16 = 25.0%	64
Totaal der $F_2$	121 = 27.2%	214 = 48.1%	110 = 24.7%	445

Worden deze uitkomsten gecombineerd met de resultaten van CORRENS (1904, p. 522) en DE VRIES (1903, p. 162), dan verkrijgt men het volgende overzicht <sup>2)</sup>:

<sup>1)</sup> De gemiddelde fout  $m$ , wordt berekend uit het quotient van de standaardafwijking voor alternative variabiliteit  $\sigma = \sqrt{p_0 p_1}$ , en den vierkantswortel uit  $n$ , het aantal varianten (cf. JOHANNSEN 1913, p. 67 en 104). De berekening voor

$$50\% \text{ is dus } m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{\sqrt{p_0 p_1}}{\sqrt{n}} = \frac{\sqrt{50 \cdot 50}}{\sqrt{61}} = \frac{50}{7.8} = 6.4$$

<sup>2)</sup> De gegeven cijfers voor de procentische samenstelling van splitsende  $F_2$ -generaties, zijn voor zoover het eigen onderzoek geldt, uitsluitend ontleend aan proeven, waarin het onderscheid tusschen de drie phaentypen niet aan twijfel onderhevig was.

	pallidus	medius	niger	n
spontane bastaarden	121 = 28.7 %	191 = 45.4 %	109 = 25.9 %	421
kunstmatige „	121 = 27.2 %	214 = 48.1 %	110 = 24.7 %	445
CORRENS' „	69 = 23.2 %	163 = 54.9 %	65 = 21.9 %	297
	60 = 26.1 %	114 = 43.6 %	56 = 24.3 %	230
	371 = 26.6 %	682 = 49.0 %	340 = 24.4 %	1393
DE VRIES' „	26.6 %			1073
Totaal der F <sub>2</sub>	26.6 %			2466

DE VRIES heeft bij zijn experimenten geen *medius* en *niger* onderscheiden en alleen gelet op de al of niet aanwezigheid van anthocyaan. Voor *pallidus* worden opgegeven de percentages 24 %, 27 %, 27.5 % en 28 % op een totaal van 1073 individus. Nadere specificatie ontbreekt. Voor het totaal is hier het gemiddelde dezer percentages aangenomen.

Alle gegevens bij elkaar genomen bedraagt het *pallidus*-percentage 26.6 % op 2466 individus in plaats van 25 %.

De gemiddelde fout is in dit geval 0.87 <sup>1)</sup>. De afwijking bedraagt 1.6 %, dus bijna 2 m, maar valt nog geheel binnen de toelaatbare foutengrens 3 m en behoeft dus aan geen andere oorzaken dan die van het toeval te worden toegeschreven. Er is nu evenwel beproefd om uit dit bijna permanent te hooge *pallidus*-percentage de diversiteit van bloemtypen by *H. niger* te verklaren.

Afgezien van de toevalsmogelijkheid, zou een verklaring voor het te veel aan *pallidus* ook gezocht kunnen worden in andere dan genetische oorzaken. Aanleiding voor een dergelijke veronderstelling bestaat er niet. Daarom werd gezocht naar een verklaring, waarbij het anthocyaan van méér dan één factor werd afhankelijk gesteld. De hier volgende hypothese is een poging om de diversiteit in bloemaspect bij *H. niger* te verklaren door de onderstelling van drie of vier factoren. Er zijn zeker meerdere verklaringen mogelijk. De hier uiteen te zetten oplossing houdt rekening met het feit, dat het *pallidus*-percentage verhoogd wordt ten koste van het *medius*-, zoowel als van het *niger*-per-

<sup>1)</sup> Vergel. noot p. 228. De standaardafwijking voor 25 %:  $\sigma = \sqrt{25.75} = 43.31$ . De gemiddelde fout  $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{43.31}{\sqrt{2466}} = \frac{43.31}{49.66} = 0.87$ .



centage, maar draagt verder slechts een provisorisch karakter. Het feitenmateriaal is nog te gering. Het doel ervan is, de bestaansmogelijkheid van cumulatief werkende factoren voor het anthocyaan aannemelijk te maken en een richting aan te geven voor eventueel nader onderzoek op bloemkleurfactoren bij *H. niger*.

CORRENS (1903, p. 143) heeft het anthocyaangehalte van de *medius*-bloemen langs colorimetrischen weg bepaald op  $\pm 50\%$  van het gehalte bij de *niger*-bloemen. Het is logisch voor elk der constitutie-elementen, welke het anthocyaan beïnvloeden, deze halveerende werking aan te nemen voor den heterozygoten toestand.

Er worden nu aan drie factoren A, B en C de volgende voorwaarden toegevoegd:

De hoofdfactor A wordt aanvaard als positief constitutie-element, dat het anthocyaangehalte voor het individu bepaalt. Hieraan wordt een getalswaarde toegekend — in homozygoot-dominanten toestand = 40; in heterozygoten toestand = 20; in homozygoot-recessieven toestand = 0.

Daarnaast worden de beide factoren B en C aangenomen als diminutieve grootheden met betrekking tot den factor A en wel met de getalswaarde in dominant-homozygoten toestand = 10; in heterozygoten toestand = 5; in homozygoot-recessieven toestand = 0. Deze praemissen in nevenstaanden tabelvorm gebracht, maken het substitueeren

van de getalswaarden in de constitutiefomules gemakkelijk. Een overzicht van alle mogelijke genotypen wordt verkregen uit het trichotomische schema van een driedvoudige heterozygoot  $\Phi\Phi\Phi$ . Uit de formule

voor de  $F_2$ -generatie,  $\begin{smallmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 \\ 2 & 2 & 2 \end{smallmatrix}$ , volgt:

het aantal individuen  $I = 4^3 = 64$ ,

het aantal genotypen  $G = 3^3 = 27$ ,

maar het aantal phaenotypen volgt nu uit de gestelde praemissen op de volgende wijze:

	A	B	C	G	I	Ph. w.
<i>pallidus</i>	0	0	0	000	1	0
			1	001	1	
			2	002	2	
			0	010	1	
			1	011	1	
		2	2	012	2	
			0	020	2	
			1	021	2	
			2	022	4	
<i>niger</i>	1	0	0	100	1	40 <i>niger</i>
			1	101	1	30
			2	102	2	35
			0	110	1	30
			1	111	1	20 <i>ps. medius</i>
		2	2	112	2	25
			0	120	2	35
			1	121	2	25
			2	122	4	30
<i>medius</i>	2	0	0	200	2	20 <i>medius</i>
			1	201	2	10
			2	202	4	15
			0	210	2	10
			1	211	2	0 <i>ps. pallidus</i>
		2	2	212	4	5
			0	220	4	15
			1	221	4	5
			2	222	8	10

De drie groote phaenotypen-groepen *pallidus*, *niger* en *medius* worden in het schema aangegeven door de recessieve, dominante en heterozygote rubriek van den factor A en omvatten resp. 16, 16 en 32 individuen. Uit de genotypen-formules volgen terstond de constituties of individueel-formules door 2 te vervangen door  $\Phi$  (2 staat voor tweemaal  $\Phi$ , zie inleiding p. 167). Substitueert men in de constitutie-formules de getalswaarden in de praemissen gesteld, dan volgt daaruit een phaenotypische waardebepaling voor iedere constitutie afzonderlijk.

Alle constituties, waarin A de getalswaarde 0 heeft, moeten tot het *pallidus*-phaenotype behoren. De constituties met  $A = 40$  geven aanleiding tot de phaenotypen 20, 25, 30, 35 en 40; de constituties met  $A = 20$  tot de phaenotypen 0, 5, 10, 15 en 20. Deze acht phaenotypen vormen een reeks, waarin de grens tusschen *medius* en *niger* bij het phaenotype 20 ligt.

De constitutie 100 (*niger*) heeft de getalswaarde  $40 - 0 - 0 = 40$  en stelt het donkerste *niger*-phaenotype voor. De constitutie 111 (*pseudomedi*us), een constante homozygote vorm, heeft de getalswaarde  $40 - 10 - 10 = 20$  en moet phaenotypisch gelijk zijn aan de constitutie 200 (*medi*us) met de getalswaarde  $20 - 0 - 0 = 20$ , een normaal splitsende vorm. De constitutie  $\Phi 11$  (*pseudopallidus*) krijgt de getalswaarde  $20 - 10 - 10 = 0$  en is phaenotypisch niet van *pallidus* te onderscheiden. De rubriek *pallidus* wordt dus vermeerderd met 2 individuen van de constitutie *pseudopallidus*:  $16 + 2 = 18$  of 28.12%.

De rubriek *niger* moet derhalve met 1 individu *pseudomedi*us worden verminderd:  $16 - 1 = 15$  of 23.44 %. De *medi*us-rubriek wordt verminderd met 2 individuen *pseudo-pallidus* en vermeerderd met 1 individu *pseudomedi*us:  $32 - 2 + 1 = 31$  of 48.44 %.

	<i>pallidus</i>	<i>medius</i>	<i>niger</i>
hypothetische percentages	28.12 %	48.44 %	23.44 %
experimenteele percentages	26.6 %	49.0 %	24.4 %

Vergelijkt men deze hypothetische procentgetallen voor drie constitutie elementen met de experimenteele percentages, dan is de overeenkomst even bevredigend te noemen als voor de percentages 25 %, 50 % en 25 % van een unifactorieele splitsing. De grootste afwijking ligt in het *pallidus*-percentage met 1.5 %. De gemiddelde fout voor 28 % wordt:  $m = 0.90$ <sup>1)</sup>. De afwijking blijft dus, evenals voor 25 %, binnen 2 m.

Bijna volkomen juist zijn de experimenteele getallen te benaderen, indien men nog een vierde constitutie-element aanneemt, hetwelk in heterozygoten toestand een remmende werking heeft op de constitutie-elementen B en C. De voorwaarde, aan deze factor D te stellen, is: dat B en C hun diminutieve werking op A slechts dan kunnen uitoefe-

<sup>1)</sup> Vergelijk noot p. 228.  $\sigma = \sqrt{28.72} = 44.9$ ;  $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = 0.90$ .

nen, wanneer D in homozygoten toestand (0 of 1) verkeert, maar dat die invloed opgeheven wordt als D heterozygoot is.

De genotypen moeten nu worden afgeleid uit een viervoudige heterozygoot. Uit de formule  $\begin{smallmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 1 \\ 2 & 2 & 2 & 2 \end{smallmatrix}$  volgt het aantal individuen  $4^4 = 256$  en het aantal genotypen  $3^4 = 64$ . Het aantal verschillende phaenotypen blijft even groot als bij de 3-factorensplitsing, maar de verdeling is een andere — zooals uit de trichotomische tabel hieronder blijkt.

				pallidus			niger			medius		
A	B	C	D	G	I	Ph. w.	G	I	Ph. w.	G.	I	Ph. w.
0 1 2	0	0	0	0 0 0 0	1	0	1 0 0 0	1	40	2 0 0 0	2	20
			1		1			1	40		1	20
			2		2			2	40		2	40
		1	0	0 0 1 0	1	0	1 0 1 0	1	30	2 0 1 0	2	10
			1		1			1	30		1	10
			2		2			2	40		2	40
		2	0	0 0 2 0	2	0	1 0 2 0	2	35	2 0 2 0	4	15
			1		1	2		1	35		1	40
			2		2	4		2	40		2	80
	1	0	0	0 1 0 0	1	0	1 1 0 0	1	30	2 1 0 0	2	10
			1		1			1	30		1	10
			2		2			2	40		2	40
		1	0	0 1 1 0	1	0	1 1 1 0	1	20	2 1 1 0	2	0
			1		1			1	20		1	0
			2		2			2	40		2	40
		2	0	0 1 2 0	2	0	1 1 2 0	2	25	2 1 2 0	4	5
			1		1	2		1	25		1	5
			2		2	4		2	40		2	80
	2	0	0	0 2 0 0	2	0	1 2 0 0	2	35	2 2 0 0	4	15
			1		1	2		1	35		1	40
			2		2	4		2	40		2	80
		1	0	0 2 1 0	2	0	1 2 1 0	2	25	2 2 1 0	4	5
			1		1	2		1	25		1	5
			2		2	4		2	40		2	80
		2	0	0 2 2 0	4	0	1 2 2 0	4	30	2 2 2 0	8	10
			1		1	4		1	30		1	80
			2		2	8		2	40		2	160

Alle constituties waarin A de getalswaarde 0 heeft zijn *pallidus*-vormen en volkomen constant. *Pseudomedi* worden nu de homozyg. constituties 1110 en 1111, met de getalswaarde  $40 - 10 - 10 = 20$ , maar de constitutie 111  $\Phi$  behoudt de getalswaarde 40, omdat D in den toestand  $\Phi$  de werking van B en C opheft. De beide *pseudomedi*-constituties zijn constante homozygote vormen en phaenotypisch gelijk aan 2000 en 2001 (met de getalswaarde 20), normaal splitsende *medi*-vormen. Parallel daarmee krijgen de constituties  $\Phi$  110 en  $\Phi$  111, de getalswaarde  $20 - 10 - 10 = 0$  en zijn dus phaenotypisch als *pseudopallidus* te kwalificeeren, maar  $\Phi$  11  $\Phi$  behoudt de getalswaarde 20 en is dienovereenkomstig een *medi*-phaenotype.

Het aantal individuen van de *pallidus*-rubriek wordt nu vermeerderd met 4 individuen *pseudopallidus*:  $64 + 4 = 68$  of 26.6 %.

Het aantal individuen van de *niger*-rubriek wordt verminderd met 2 individuen *pseudo-medi*:  $64 - 2 = 62$  of 24.2 %.

Het aantal individuen van de *medi*-rubriek wordt vermeerderd met 2 individuen *pseudomedi* en verminderd met 4 individuen *pseudopallidus*:  $128 + 2 - 4 = 126$  of 49.2 %.

	pallidus,	medius,	niger
hypothetische-procentgetallen	26.6 %	49.2 %	24.2 %
experimenteele percentages	26.6 %	49.0 %	24.4 %

Stelt men deze hypothetische procentgetallen voor 4 factoren naast de experimenteele percentages, dan laat de overeenkomst niets te wenschen over!

Uit deze frappante overeenkomst volgt nog niet de juistheid van de gestelde praemissen. De hypothese dekt enkele waargenomen feiten: 1°. de diversiteit in bleemaspect van *niger*-phaenotypen, 2°, het voorkomen van *medi*-phaenotypen, die bij zelfbestuiving constant zijn. Constante *niger*-constituties zijn: 1000, 1001, 100  $\Phi$  met de phaenotypische getalswaarde 40; 1010, 1011, 1100, 1101 met de getalswaarde 30; 1100, 1101 met de getalswaarde 20. Alle overige *niger*-constituties zijn splitsbaar. Daartegenover staat, dat uit dezelfde praemissen consequenties voortkomen, welke nadere bevestiging behoeven. De belangrijkste hiervan zijn: 1°. het bestaan van *medi*-constituties met sterk afwijkende splitsingspercentages; 2°. het bestaan van zgn. *pseudopallidus*-vormen, welke anthocyaaanhoudende (*medi*-) vormen afsplitsen.

Aangezien van het laatste geen voorbeelden bekend zijn, zou men dit als een ernstig bezwaar tegen de hypothese kunnen aanvoeren.

Tegenover dit bezwaar is de vraag te stellen of de bestaansmogelijkheid van *pseudo-pallidus* thans reeds als uitgesloten mag worden beschouwd. Het aantal goed gedocumenteerde splitsingsgevallen is nog zeer gering. Het uitwerken van de gestelde hypothese zou voor deze verhandeling te veel plaats innemen en praktisch van weinig nut zijn. Het moge voldoende zijn op te merken, dat 15 van de 27 mogelijke *medius*-constituties op volkomen normale wijze splitsen in 25 % *pallidus*, 50 % *medius* en 25 % *niger*. Hoe groot de trefkans is op *pseudo-pallidus* hangt in hooge mate af van de frequentie waarin de mogelijke constituties in de natuur of in het onderzoekings-materiaal voorkomen. Voor een berekening van deze trefkans zijn weer nieuwe veronderstellingen nodig, enz. Uitgebreidere experimenten dan in het bestek van dit onderzoek lagen, zullen moeten uitmaken in hoeverre het principe van de gestelde hypothese juist is. Sterk afwijkende splitsingen zullen daarvoor een steun zijn. Het niet bestaan van *pseudo-pallidus* zou pleiten tegen de gestelde praemissen, maar de hypothese van meervoudige factoren voor het anthocyaan nog niet onmogelijk maken. Nieuwe feiten zouden een basis kunnen geven voor nieuwe en betere supposities. Het doel van deze uiteenzetting was minder een gespecificeerde hypothese op te stellen dan wel te wijzen op de mogelijkheid van meerdere constitutie-elementen voor het anthocyaan, ondanks het feit, dat de tot nu toe gevonden cijfers voor splitsende  $F_2$ -generaties, niet buiten de toelaatbare foutengrenzen van de unifactorieele splitsing vallen.

## ACHTSTE HOOFDSTUK

### OVER STATISTISCHE BLADMETINGEN

Het phaenotypisch beeld van een plant wordt in hooge mate beheerscht door het blad. Het is dus van belang na te gaan in hoeverre bladvormen bij diverse individueel-typen phaenotypisch vererfbaar en van bepaalde constituties afhankelijk zijn.

De verscheidenheid van bladvorm bij de eenjarige vormen is zeer groot. Verschillen in bladvorm zijn niet alleen waar te nemen tusschen individueel-typen, maar er bestaat ook een groote variatie in de bladeren van elk individu afzonderlijk. Tusschen het cotyledon en het laatste dekblaadje in de inflorescentie staat een vormenreeks met overgangen van beide zijden naar het goed ontwikkelde, grof getande stengelblad.

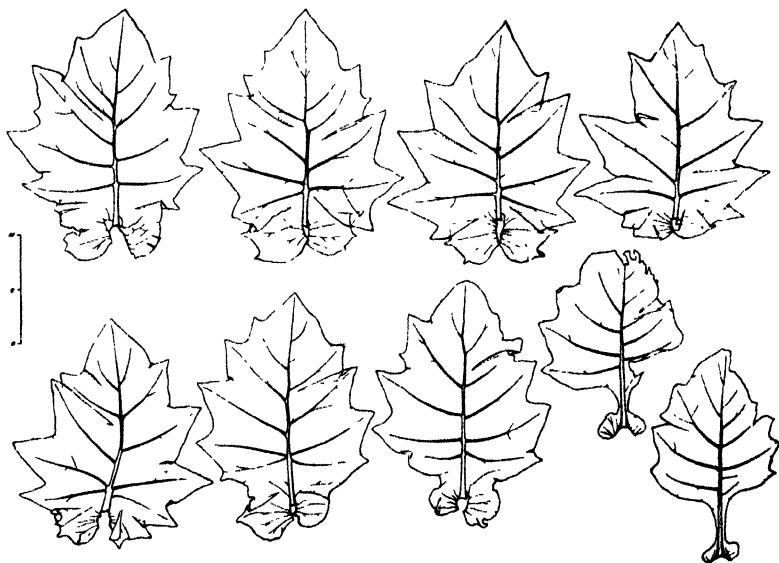


FIG. 12. Serie stengelbladeren van VI 10—350 F<sub>2</sub> no. 4, breedbladig type.

Wanneer men bij verschillende individueel-typen den overgang van onderste naar volmaakt zittende stengelbladeren beschouwt, dan ziet men, dat de steelvorming niet altijd volkomen is. De bladlamina, die zich in den bladsteel langs de middennerf versmalt (in extreme gevallen tot een zeer smal randje, zie fig. 27), kan zich bij de aanhechting aan den stengel weer in meerdere of mindere mate verbreedten. Deze verbredingen kunnen den vorm van bladooren aannemen, maar tusschen duidelijk ontwikkelde bladooren en nauwelijks merkbare verbredingen aan de basis van de bladsteel bestaan allerlei tusschenvormen. Bij sterke ontwikkeling van bladooren is aan de hoogere, zittende stengelbladeren nabij de bladbasis een insnoering van den totalen bladomtrek zichtbaar (zie fig. 12 en 13). Deze stengelbladeren schijnen dan even-

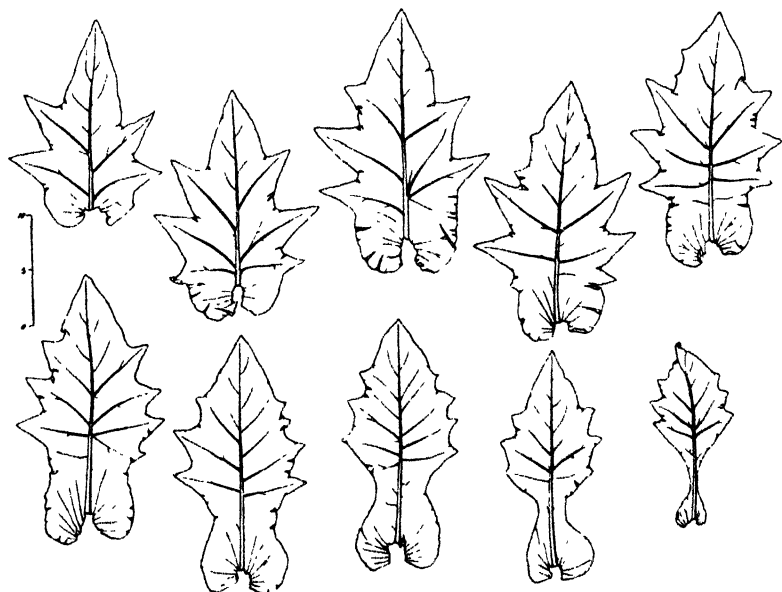


FIG 13. Serie stengelbladeren van II 1b—413  $F_2$  no. 1, smalbladig type.

cens geoord, of bij een veelal voorkomend afloopen in den stengel, min of meer hartvormig aan de basis. Het optreden van bladooren is niet onafscheidelijk gebonden aan een bepaalden vorm van het blad en komt voor bij verschillende bladtypen (vergelijk fig. 12, 13, 26 en 27). In kulturen van phaenotypen met nagenoeg constanten bladvorm is het kenmerk der auriculæ bovendien zeer variabel. Het heeft den



schijn alsof het kenmerk sterk aan modificatie onderhevig is en zich bij voorkeur vertoont bij forsche exemplaren. In enkele gevallen bleek het auriculae-kenmerk bij de stamplant waargenomen, in alle generaties van de clan weer te voorschijn te treden, maar zóó, dat de bladooren alleen onmiskenbaar aanwezig waren bij een gedeelte van de individuen (bijv. in de  $F_2$ -generaties van VI 10 bij 12—15 % van de exemplaren).

Omgekeerd heb ik geoorde vormen zien optreden in dochtergeneraties van moederplanten, welke geen bladooren bezaten. In enkele  $F_2$ -generaties van clan II 7 traden met betrekking tot het bladtype afwijkende individuen op. Naast de vorming van meerdere tanden op den bladomtrek met diepere insnijdingen viel een abnormaal lange steelvorming van de onderste bladeren te constateeren. Een voorbeeld van een dergelijk geval geeft fig. 27. Gesteelde bladeren konden zich aan den stengel voortzetten tot aan de inflorescentie. De lange bladsteel (bijna even lang als de bladschijf) was in deze gevallen niet het gevolg van etiolement (zie noot pag. 186), maar mogelijk toch ook niet van genotypischen aard. De habitus van deze afwijkende exemplaren in II 7—299  $F_2$  en 297  $F_2$  had iets ziekelijks door de flets-groene tint van de bladeren.

Mijn eigen waarnemingen hebben geen aanleiding gegeven om in de vorming van bladooren of van lange bladstelen constant vererfbare kenmerken te zien. Nader onderzoek zal moeten uitmaken in hoeverre de aanwezigheid van deze kenmerken aan een bepaalde constitutie gebonden is.

De alleronderste bladeren zijn gaafrandig of ondiep ingebocht, waardoor onduidelijke tanden of tandlobben ontstaan. Het zittende stengelblad heeft in den regel 3 tot 5 duidelijke grove tanden aan iedere bladhelft. Bij overgang in de inflorescentie verliest het blad geleidelijk de tanden; de inbochtigen worden minder diep, het aantal tanden neemt af en de laatste inflorescentie-blaadjes zijn gewoonlijk volkomen gaafrandig.

De variatie in bladvorm bij het individu kan een belemmering zijn om weinig van elkaar verschillende exemplaren als identiek of niet identiek te onderscheiden. Verschil in ontwikkeling van vertakte en onvertakte planten brengt ook eenig verschil mee in de serie bladvormen van het individu. Afgezien van absolute afmetingen kunnen verschillen bestaan in het aantal stengelbladeren, de overgang van gesteeld blad in zittend blad, van stengelblad in inflorescentieblad. De individueele

bladvariatie belet evenwel niet dat verschillende, naast elkaar gekweekte generaties, als identiek of niet identiek, als homogeen of heterogeen worden waargenomen. Dit geldt voornamelijk voor jonge kul-

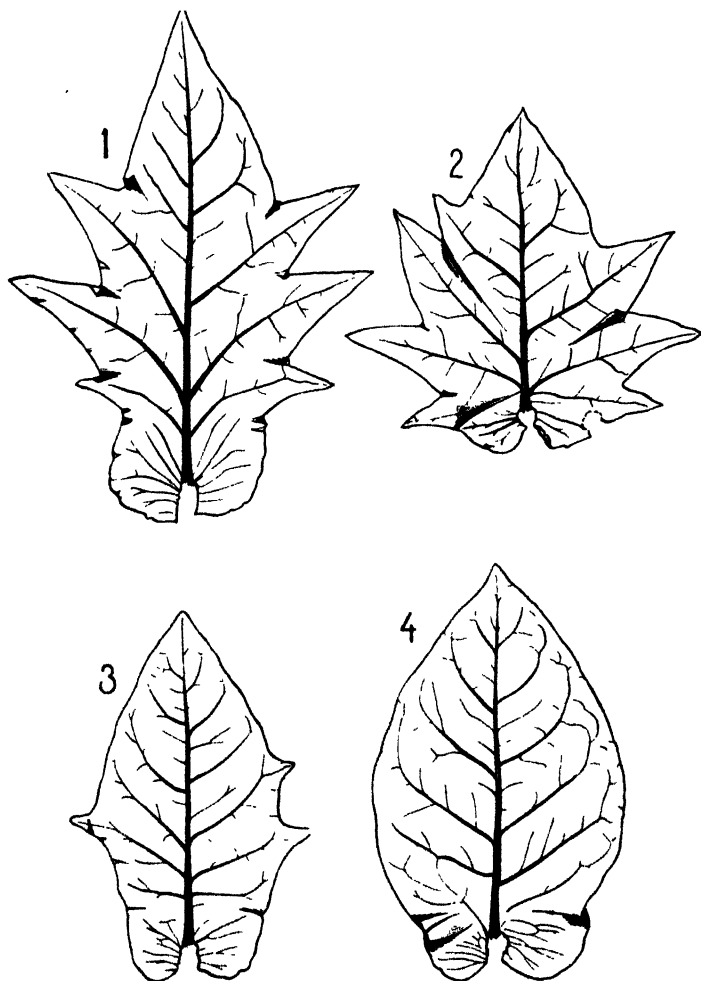


FIG. 14. Middenstengelbladeren van exemplaren uit 1) II 1a—356 F<sub>2</sub>, smalbladig type; 2) VI 5a—337 F<sub>2</sub>, breedbladig type; 3) XVII 248 F<sub>2</sub>, ± edentaat type; 4) II 1c—367-2 F<sub>2</sub>, zuiver edentaat type.

turen, wanneer de bladvorm den habitus bijna uitsluitend beheerscht. Het karakteristieke beeld door de stengelbladeren veroorzaakt, gaat,

wanneer de bloeiperiode is ingetreden, verloren en meestal zijn op het einde van den bloei de onderste stengelbladeren reeds afgestorven. Vergelijking van het blad-aspect bij de jonge generaties van een clan bepaalt wel in hoofdzaak in hoeverre de bladvorm „constant” blijft, maar inspectie alleen is niet voldoende om een phaenotypische vererving van een bepaald bladtype te documenteeren. Er werd dus gezocht naar een getallenmaat voor den bladvorm, om uit statistische gegevens vergelijkbare gemiddelden te kunnen bepalen. De eerste vraag, die zich hierbij voordeed, was: welke bladeren zijn bij verschillende individueel-typen vergelijkbaar?

Op het karakteristieke van de stengelbladeren voor het phaenotypisch beeld van een groep werd reeds gewezen, maar de stengelbladeren zijn in de periode vóór den bloei nog onvolgroeid en bereiken hun maximale afmetingen eerst tegen het einde van de bloeiperiode. Een vluchtig onderzoek van een groot aantal verschillende individueel-typen leerde, dat in de bladserie van een volwassen individu een zône van zittende bladeren bestaat, welke een zekere mate van congruentie vertoonen. Deze zône, om of onder de inflorescentie, is niet altijd even groot; het aantal bladeren, dat daartoe gerekend kan worden varieert in verband met de individuele ontwikkeling van de plant en het blad-type. In den regel konden onder de 1e vertakking (bij onvertakte exemplaren, onder de eerste vrucht) 4 tot 6, in sommige gevallen zelfs 8 tot 10 bladeren per individu worden gevonden, welke als typeerend voor den bladvorm in aanmerking kwamen. Van welken aard de gemiddelde bladtypen zijn, wordt geïllustreerd door fig. 14, waarin een paar uitersten van vererfbare bladvormen zijn afgebeeld. Het zijn middenstengelbladeren uit bedoelde zône van de betreffende individuen, maar zij kunnen tevens gelden als typen voor de generatie, respectieve clan, waartoe ze behooren. 1 en 2 zijn typen van normaal getande bladvormen, 3 en 4 typen van bijna niet getande en gaafrandige bladvormen.

Als criterium voor den bladvorm werd gekozen de verhouding lengte: breedte en een paar daarmee samenhangende grootheden. Per blad werden daartoe drie maten bepaald, in millimeters nauwkeurig, nl.:

Lengte,  $L$  = afstand van de aanhechting aan den stengel tot aan den top van het blad.

Breedte,  $B$  = afstand tusschen twee lijnen evenwijdig aan de hoofdnerf, rakend aan de verst uitstekende tanden.

breedte,  $b$  = afstand tusschen twee lijnen, evenwijdig aan de hoofd-

nerf, rakend aan de verst verwijderde inbochtungen tusschen de tanden. Zie fig. 15.

De metingen werden verricht op millimeterpapier aan voor dit doel zorgvuldig gedroogde bladeren, verzameld in de tweede helft of op het einde der bloeiperiode. L, B en b werden niet behandeld als afzonderlijke gegevens. Reden daarvoor gaf de enorme variatie van de absolute bladafmetingen. De meetfouten zijn bij kleine bladeren relatief veel aanzienlijker dan bij groote bladeren. Voor ieder blad afzonderlijk werd de verhouding  $L : b$  en  $L : B$  berekend, in twee decimalen nauwkeurig, waardoor getallen werden verkregen, die voor groote en kleine bladeren dichter bij elkaar lagen en beter vergelijkbaar waren <sup>1)</sup>. Uit deze gegevens werden per generatie middenwaarden bepaald.

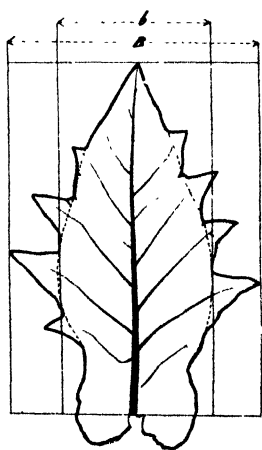


FIG 15 Meetschema.

De beide verhoudingsgetallen  $L : B$  en  $L : b$  kunnen fungeeren als maat voor een hypothetisch „omgeschreven” en „ingeschreven” blad. Het verschil tusschen de beide grootheden is aangenomen als uitdrukking voor de tanddiepte. Voorts werd nog voor iedere generatie de correlatie berekend tusschen  $L : B$  en  $L : b$ .

Het aantal voor meting in aanmerking komende bladeren is per plant natuurlijk te gering om als statistisch individugemiddelde te kunnen dienen. Voor de bepaling van groepgemiddelden werden in de meeste gevallen de bladeren als afzonderlijke varianten beschouwd, terwijl van elk individu per groep zoo veel mogelijk een gelijk aantal bladeren werd genomen. Belangrijk verschil in het generatie-gemiddelde wordt daardoor niet te weeg gebracht, zooals aan enkele bepalingen nader zal worden aangetoond.

Met de gekozen verhoudingen lengte : breedte is de bladvorm natuurlijk niet gegeven, maar dan toch een belangrijke functie er van. Er

<sup>1)</sup> Het zou rationeeler zijn geweest, de verhoudingen  $B : L$  en  $b : L$  te bepalen in plaats van de omgekeerde. De verhouding  $L : B$  is meer in overeenstemming met de gebruikelijke botanische aanduiding voor de bladverhouding, terwijl bovendien de correlatietabellen voor  $L : B$  en  $L : b$  gemakkelijker met gelijke klasseindeeling zijn samen te stellen dan voor  $B : L$  en  $b : L$ .

mag hier nogmaals op gewezen worden, dat de metingsresultaten voor een generatie of een generatie-reeks de directe waarneming van den bladvorm steunen en dienen ter documentatie van overeenkomst of verschil, welke zonder statistisch cijfermateriaal niet zou zijn vast te leggen.

Voor de becijferingen van  $M$  = gemiddelde,  $\sigma$  = standaard-afwijking,  $m$  = gemiddelde fout,  $r$  = correlatie-coëfficiënt, e.d., is JOHANNSEN'S Elemente der exacten Erblchkeitslehre tot basis genomen. De meettabellen en becijferingen kunnen wegens haar omvang niet worden afgedrukt. Als voorbeeld voor de wijze van bewerking zal een enkel geval uitvoeriger worden behandeld. Gekozen hiervoor zijn de metingen in de  $F_1$ -generatie van de stamplant II 7, omvattend slechts 83 varianten.

MEETLIJST VOOR II 7  $F_1$ 

blad-nummer	B	b	L	L : B	L : b	blad-nummer	B	b	L	L : B	L : b
1	81	49	120	1.48	2.45	27	89	54	118	1.33	2.19
2	93	60	140	1.51	2.33	28	89	57	131	1.47	2.30
3	95	64	119	1.25	1.86	29	92	58	116	1.26	2.00
4	85	58	123	1.45	2.12	30	96	62	135	1.41	2.18
5	75	51	108	1.44	2.12	31	104	60	131	1.26	2.18
6	79	65	118	1.49	1.82	32	103	66	138	1.34	2.09
7	119	78	165	1.39	2.11	33	106	68	132	1.25	1.94
8	77	59	117	1.52	1.98	34	86	55	134	1.56	2.44
9	106	69	135	1.28	1.96	35	81	53	134	1.65	2.53
10	90	67	128	1.42	1.91	36	86	46	127	1.87	2.67
11	89	58	116	1.30	2.00	37	53	43	113	2.13	2.63
12	77	60	127	1.65	2.12	38	71	49	102	1.44	2.08
13	116	76	157	1.36	2.07	39	106	71	158	1.49	2.23
14	91	62	129	1.42	2.08	40	120	78	160	1.33	2.05
15	114	78	154	1.35	1.97	41	100	80	171	1.71	2.14
16	99	70	111	1.12	1.59	42	115	71	164	1.43	2.31
17	81	54	116	1.43	2.15	43	100	68	164	1.64	2.41
18	102	58	135	1.33	2.33	44	88	63	167	1.90	2.65
19	83	56	122	1.47	2.18	45	99	63	146	1.47	2.32
20	82	54	139	1.70	2.57	46	97	62	143	1.47	2.31
21	112	76	145	1.30	1.45	47	73	49	139	1.91	2.84
22	89	58	125	1.40	2.16	48	74	39	92	1.24	2.36
23	61	38	99	1.62	2.61	49	68	43	93	1.37	2.16
24	68	41	103	1.66	2.51	50	72	45	87	1.21	1.93
25	74	49	109	1.47	2.23	51	84	48	116	1.38	2.32
26	84	45	108	1.29	2.41	52	84	56	113	1.35	2.02

blad- nummer	B	b	L	L : B	L : b	blad- nummer	B	b	L	L : B	L : b
53	92	57	115	1.27	2.02	69	98	57	126	1.29	2.21
54	79	48	125	1.58	2.60	70	88	55	128	1.45	2.33
55	73	48	109	1.49	2.27	71	85	55	133	1.56	2.42
56	96	60	114	1.19	1.90	72	93	61	132	1.42	2.16
57	96	50	125	1.30	2.50	73	76	50	120	1.58	2.40
58	84	61	131	1.56	2.15	74	56	39	100	1.79	2.57
59	90	59	130	1.44	2.20	75	79	44	97	1.23	2.21
60	76	48	119	1.57	2.48	76	62	43	85	1.37	1.98
61	95	65	131	1.38	2.02	77	75	53	113	1.51	2.13
62	92	57	105	1.14	1.84	78	113	74	129	1.16	1.61
63	98	58	100	1.02	1.73	79	92	62	147	1.60	2.37
64	90	65	105	1.17	1.62	80	110	71	133	1.21	1.56
65	57	34	85	1.49	2.50	81	80	49	93	1.16	1.90
66	100	65	131	1.31	2.02	82	118	79	114	0.97	1.44
67	90	62	145	1.61	2.34	83	97	67	132	1.36	1.97
68	59	42	89	1.51	2.12						

In bovenstaande meetlijst zijn de maten B, b en L voor ieder blad in millimeters aangegeven. In de kolommen L : B en L : b staan de bijbehorende quotienten, op de tweede decimaal afgerond. Deze verhoudingsgetallen zijn beschouwd als afzonderlijke varianten en worden ingedeeld in klassen van 10 : 100. Aantal varianten  $n = 83$ .

Voor L : B volgt de variantenreeks uit de klassenindeeling:

Klassegrenzen	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215
	97	112	116	125	135	145	156	165	179	187		213	
	102	114	116	125	135	145	156	165		190			
			117	126	136	147	156	166		191			
			119	126	136	147	157	170					
			121	127	137	147	158	171					
			121	128	137	147	158						
			123	129	138	147	160						
			124	129	138	148	161						
				130	139	149	162						
				130	140	149	164						
				130	141	149							
				131	142	149							
				133	142	151							
				133	142	151							
				133	143	151							
				134	143	152							
				144									
				144									
				144									
Variantenreeks	2	2	8	16	19	16	10	5	1	3	0	1	[= 83]

Als middenwaarde van de reeks wordt nu aangenomen het midden van de klasse met het grootste aantal varianten, dus  $A = 140$ .  $A$  is het uitgangspunt voor de berekening van de juiste middenwaarde  $M$ ; rechts daarvan staan de positieve, links de negatieve varianten. Eerst worden nu bepaald  $\Sigma pa$  en  $\Sigma pa^2$ , waarin  $p$  beteekent het aantal varianten per klasse en  $a$  den afstand (afwijking) van  $A$ , uitgedrukt in klassewaarde.

$A = 140$	I	II	III	IV	V	VI	VII
[19]	16	10	5	1	3	0	1
	16	8	2	2			
	<hr/>						
	0 + 2 + 3 - 1 + 3 + 0 + 1						
$\Sigma pa =$	0 + 4 + 9 - 4 + 15 + 7 = + 31						
	32	18	7	3	3	0	1
$\Sigma pa^2 =$	32 + 72 + 63 + 48 + 75 + 49 = 339						

Ter contrôle van deze cijfers dient de formule van CHARLIER:

$$\Sigma pa^2 + 2 \Sigma pa + n = \Sigma p(a+1)^2; 339 + 62 + 83 = 484.$$

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
[16]	19	16	10	5	1	3	0	1
	8	2	2					
	<hr/>							
	27	18	12	5	1	3	0	1
$\Sigma p(a+1)^2 =$	27 + 72 + 108 + 80 + 25 + 108 + 64 = 484!							

Uit deze gegevens volgt nu  $b = \frac{\Sigma pa}{n} = + 0.3735$ , d. i. de afwijking van  $M$  ten opzichte van  $A$ , uitgedrukt in klassewaarde.

$$\text{Dus } M = A + 10b = 140 + 3.735 = 143.735.$$

Verder volgen  $\varsigma = \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2} = 1.9862$ , d. i. de standaardafwijking (de belangrijkste maat voor de variabiliteit), uitgedrukt in klassewaarden.  $\sigma = 10 \varsigma = 19.862$ .

$$\text{Hieruit wordt de gemiddelde fout berekend: } m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = 2.181.$$

$M \pm m = 143.735 \pm 2.181$ ; de toelaatbare 3m-grenzen 139.19 — 150.28.

$$L : B = 1.44 \pm 0.02; 3m\text{-grenzen voor } L : B : 1.37 \text{ tot } 1.50.$$

Op volkomen gelijke wijze wordt voor L : b de volgende variantenreeks verkregen:

Klassegrenzen: 135 145 155 165 175 185 195 205 215 225 235 245 255 265 275 285  
 1 0 4 1 2 7 11 12 (13) 11 7 6 5 2 1

Aangenomen  $A = 220$ . Uit berekening volgt:

$b = -0.2530$ ;  $\bar{S} = 2.7718$ ;  $\sigma = 27.718$ ;  $m = 3.042$ ;

$M \pm m = 217.47 \pm 3.04$ ; L : b =  $2.17 \pm 0.03$ , 3 m-grenzen 2.08 tot 2.27.

Ter vergelijking met een toevalsverdeeling werd nu het theoretisch percentage der varianten per klasse berekend voor een totaal van 100 000. Het resultaat van deze berekening voor L : B is in tabelvorm gebracht.

TABEL VOOR DE GEMIDDELDE FOUT PER KLASSE, BEREKEND ALS  $m_{alt}$ .  
 VOOR L : B VAN II 7 F<sub>1</sub>

klasegrenzen	aantal varianten	klasegrenzen in K-waarde	klasegrenzen in $\bar{S}$ -waarden	theoreth aantal per 100 000	verschillen-aantal per klasse	theoreth percentage	empir. percentage	verschillen	$\sigma_{alt} \frac{\sqrt{p_0 p_1}}{1}$	$m_{alt} \frac{\sqrt{p_0 p_1}}{\sqrt{n}}$	
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
				50.000							
			3.8397	49.996	4	0.00		—0.00			
					38	0.04		—0.04	1.74	0.19	< m
			3.3363	49.958							
					189	0.19		—0.19	4.35	0.48	< m
			2.8328	49.769							
					761	0.76		—0.76	8.69	0.95	< m
95			2.3293	49.008							
	2				2.402	2.40	2.41	+0.01	14.64	1.61	< m
105			1.8258	46.606							
	2				5.907	5.91	2.41	—3.50	23.55	2.58	< 2m
115		2.6265	1.3224	40.699							



klassegrenzen	aantal varianten	klassegrenzen in K-waarden	klassegrenzen in $\zeta$ -waarden	theoreth. aantal per 100 000	verschillen-aantal per klasse	theoreth. percentage	empir. percentage	verschillen	$\sigma_{alt} \sqrt{\frac{p_i p_j}{1}}$	$m_{alt} \sqrt{\frac{p_i p_j}{n}}$	
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	8				11.341	11.34	9.64	—1.70	31.66	3.48	< m
125		1.6265	0.8189	29.358							
	16				16.981	16.98	19.28	+2.30	37.51	4.12	< m
135		0.6265	0.3154	12.377							
M	19	0.3735	0.1880	7.456	19.833	19.83	22.89	+3.06	39.84	3.48	< m
145											
	16				18.081	18.08	19.28	+1.20	38.50	4.23	< m
155		1.3735	0.6915	25.537							
	10				12.858	12.86	12.05	—0.81	33.49	3.68	< m
165		2.3735	1.1950	38.395							
	5				7.134	7.13	6.02	—1.11	25.66	2.82	< m
175		3.3735	1.6985	45.529							
	1				3.088	3.09	1.20	—1.89	17.31	1.90	< m
185			2.2019	48.617							
	3				1.041	1.04	3.61	+2.57	9.97	1.09	> 3m
195			2.7054	49.658							
	0				275	0.28	—	—0.28	5.51	0.60	< m
205			3.2089	49.933							
	1				57	0.06	1.20	+1.14	2.42	0.27	> 3m
215			3.7124	49.990							
					10	0.01		—0.01	0.99	0.11	< m
				50.000							

In bovenstaande tabel vindt men een overzicht van deze berekening voor L : B. In kolom I de klassegrenzen, II het gevonden aantal varianten per klasse, III de klassegrenzen uitgedrukt in klassewaarden, gerekend van uit M., IV de klassegrenzen omgerekend in  $\zeta$ -waarden, V de theoretische aantallen voor die grenzen, bepaald met behulp van de tabel voor de waarschijnlijkheidsintegraal (DAVENPORT p. 119), VI

het theoretisch aantal varianten per klasse voor een totaal van 100 000, VII de theoretische procentgetallen voor het aantal varianten per klasse, VIII de empirische percentages, IX de verschillen tusschen beide vorige kolommen. JOHANNSEN zet de commentaar voor een dergelijke vergelijking niet verder voort (zie Elem. p. 76). De beteekenis van de verschillen tusschen theoretische en empirische percentages wordt duidelijker, als men ze vergelijkt met de m-waarden voor alternatieve variabiliteit, berekend voor de theoretische percentages. De kans voor iedere klasse is op te vatten als een alternatief. In kolom X staan de  $\sigma$ -waarden  $\frac{\sqrt{P_1 \cdot P_0}}{1}$ , in kolom XI de m-getallen  $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ , daaruit berekend. Vergelijkt men de getallen van kolom XI met die van kolom IX, dan blijkt, dat de afwijkingen van de theoretische percentages voor het grootste deel blijven binnen de waarden van  $m_{alt}$ .

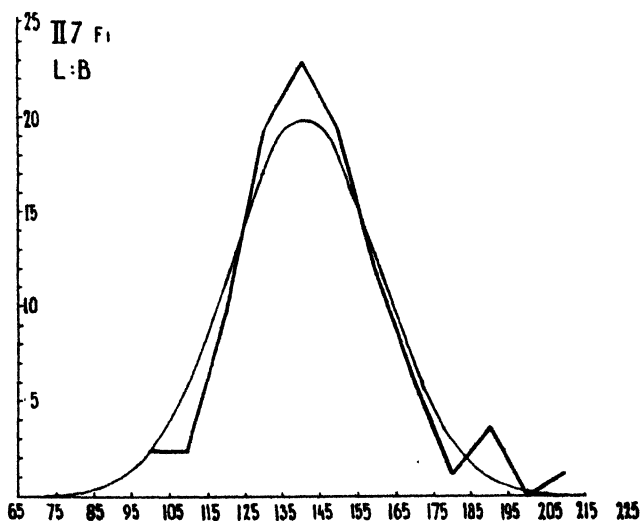


FIG. 16.

Slechts in een paar gevallen wordt de toelaatbare fout  $3m$  overschreden, maar slechts voor klassen met een gering aantal varianten, waarin een enkele variant meer of minder reeds aanzienlijke verschillen in het percentage teweegbrengt. Kolom XII laat het resultaat in een oogwenk overzien.

De getallen in de kolommen VII en VIII leenen zich onmiddellijk voor een graphische voorstelling. In figuur 16 is voor  $L : B$  een polygonaal schema van de empirische procentgetallen afgebeeld met de theoretische kromme.

Wordt dezelfde bewerking uitgevoerd voor  $L : b$  dan verkrijgt men onderstaande tabel; ter vereenvoudiging zijn hierin dubbelklassen gemaakt.

TABEL VOOR DE GEMIDDELDE FOUT PER KLASSE, BEREKEND  
ALS  $m_{alt}$  VOOR  $L : b$  VAN II 7  $F_1$

klasse- grenzen	aantal varianten	klasse- grenzen in K-waarden	klasse- grenzen in v-waarden	theoreth. aantal per 100 000	theor aantal per klasse,	per dubbelklasse	theor perc	emp perc	afw. v. d. theoreth. waarden	$\sqrt{\frac{p_0 p_1}{n}}$	$\sqrt{\frac{p_0 p_1}{n}} =$ $\sqrt{n}$ $m_{alt}$	
I	II	III	IV	V	VI		VII	VIII	IX	X	XI	XII
				50 000								
					11							
			3 6990	49 989	25	36	0 04		— 0.04	1 74	0 19	< m
			3 3383	49.964								
135	1		2 9775	49 854	110							
					301	411	0 41	1.20	+ 0.79	6.39	0.70	< 2m
145			2 6167	49.553								
155	0		2 2559	48 796	757							
	4				1 700	2 457	2 46	4 82	+ 2 36	16.34	1 79	< 2m
165			1.8952	47 096								
175	1		1.5344	43.753	3 340							
	2				5 780	9 120	9 12	3.61	— 5.51	28.79	3.16	< 2m
185		etc	1 1736	37 673								
195	7				8 800							
	11		2 2530	0 8128	29 173	20.533	20 53	21 69	+ 1.16	40.37	4 43	< m
205			1 2530	0 4521	17.440	11 733						
215	12				13.803							
M	13		(0.2530	0 0913	3.637)	27 678	27.68	30.12	+ 2.44	44 74	4.91	< m
225			(0.7470	0 2695	10 238)	13 875						
	11				13.338							
235			1.7470	0.6303	23.575	23 657	23.66	21.69	— 1.97	42.50	4.66	< m
	7				10 319)							

klasse- grenzen	aantal varianten	klasse- grenzen in K waarden	klasse- grenzen in C- waarden	theoreth. aantal per 100 000	theor. aantal per klasse, per dubbelklasse	theor. perc	emp. perc.	afw. v. d. theoreth. waarden	$\sqrt{\frac{p_o p_i}{i}}$	$\sqrt{\frac{p_o p_i}{n}} =$ $\sqrt{n}$ m <sub>alt.</sub>		
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
245	6 } 5 }	2.7470	0.9911	33.894	7.284	11.767	11.77	13.25	+ 1.48	32.22	3.54	< m
255		etc.	1.3518	41.178	4.483							
265	2 } 1 }		1.7126	45.661	2.427	3.592	3.59	3.61	+ 0.02	18.61	2.04	< m
275		2.0734	48.088	1.165								
285			2.4342	49.253	487	667	0.67	— 0.67	8.15	0.89	< m	
			2.7949	49.740	180							
			3.1557	49.920	58	80	0.08	— 0.08	2.82	0.31	< m	
			3.5165	49.978	22							
			3.8773	50.000								

Het resultaat is nog iets beter dan voor L : B in zooverre de grootste afwijkingen 2m niet overschrijden. De overeenkomstige graphische voorstelling geeft figuur 17 te zien.

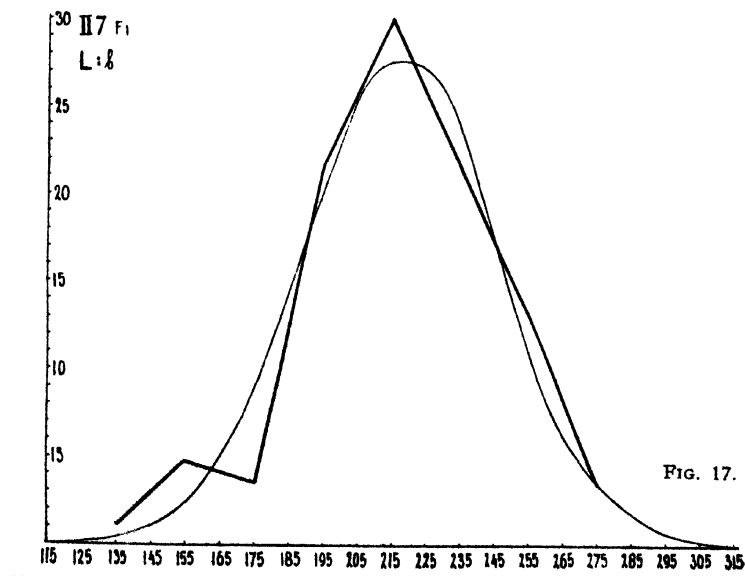


FIG. 17.

Dit eene voorbeeld (met slechts een gering aantal varianten) moge voldoende zijn om aan te toonen, dat de gegevens  $L : B$  en  $L : b$  voor een generatie, op de beschreven wijze verkregen, zich groepeeren in een toevalsverdeeling. In het vervolg zullen kortheidshalve alleen de uitkomsten der becijferingen worden vermeld, en waar noodig, ook de variantenreeksen <sup>1)</sup>).

De correlatie tusschen  $L : b$  en  $L : B$  (m. a. w. tusschen het „ingeschreven” en „omgeschreven” blad) is aanzienlijk. De correlatie-coëfficiënt werd berekend volgens de formule van BRAVAIS,  $r = \frac{\sum paxay - nb_xb_y}{nS_xS_y}$ , op de wijze door JOHANNSEN aangegeven. Bij het opstellen van een correlatie-schema, werd tot X-as aangenomen  $L : b$ , tot Y-as  $L : B$ . Hieronder volgt de correlatietabel van II 7 F<sub>1</sub>. Alle ge-

Correlatietabel voor II 7 F<sub>1</sub> van  $L/b$  en  $L/B$ .

		$A_y$																	
		-4	-3	-2	-1														
		95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235	245	255	$L/B$
$A_x$	-3	1 <sub>n</sub>																	1
	-2																		0
	-1																		4
	0		1 <sub>w</sub>	3 <sub>n</sub>															1
	1		1 <sub>w</sub>																2
	2			1 <sub>n</sub>			1 <sub>n</sub>												7
	3				3 <sub>b</sub>	3 <sub>i</sub>	1 <sub>o</sub>												11
	4					5 <sub>i</sub>	5 <sub>o</sub>	1 <sub>i</sub>											12
	5					2 <sub>i</sub>	5 <sub>o</sub>	3 <sub>i</sub>	2 <sub>i</sub>										13
	6						1 <sub>o</sub>	3 <sub>o</sub>	6 <sub>o</sub>	2 <sub>o</sub>	1 <sub>o</sub>								11
	7							1 <sub>i</sub>	2 <sub>o</sub>	7 <sub>i</sub>	1 <sub>i</sub>								7
	8								1 <sub>i</sub>		5 <sub>i</sub>								6
	9									1 <sub>i</sub>		2 <sub>i</sub>	1 <sub>o</sub>						5
	10										2 <sub>o</sub>	1 <sub>n</sub>	1 <sub>o</sub>				1 <sub>o</sub>		2
	11													2 <sub>n</sub>					1
	12														1 <sub>w</sub>				
$L/b$		2	2	8	16	19	16	10	5	1	3	0	1	[83]					

<sup>1)</sup> Er werden in sommige gevallen ook nog de scheefheid S en het exces E berekend. Het exces kan bij vormen met phaenotypisch constanten bladvorm vrij groot zijn (zoaals o. a. in de clans van stamgroep VI). Beide grootheden hebben praktisch weinig nut en zijn voor dit onderzoek van ondergeschikt belang.

gevens van  $L : b$  krijgen nu den index  $x$ , die van  $L : B$  den index  $y$ . De cijfers in de hokjes representeren de aantallen varianten van gelijke klasse voor  $L : B$ , zoowel als  $L : b$ . Het schema wordt in quadranten verdeeld door de 0-klassen van  $X$  en  $Y$ . Alle gegevens voor de berekening van de correlatie-coëfficiënt zijn reeds bekend, behalve  $\Sigma pa_x a_y$ , d. i.: de algebraïsche vorm der producten van het aantal varianten met de afstanden tot de 0-klassen, berekend voor de positieve en negatieve quadranten, welke produkten uit de tabel kunnen worden afgelezen. In dit geval is  $\Sigma pa_x a_y = 157 + 211 - 15 - 10 = 343$ . Nu volgt:

$$r = \frac{\Sigma pa_x a_y - nb_x b_y}{n \overline{S_x} \overline{S_y}} = \frac{\frac{\Sigma pa_x a_x}{n} - b_x b_y}{\overline{S_x} \overline{S_y}} = 0.92;$$

$$m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}} = 0.016; \quad r + m_r = 0.92 + 0.02.$$

De correlatie-coëfficiënt nadert tot 1, d. w. z. de correlatie is bijna volmaakt. In heel enkele gevallen vertoonen bijzonder regelmatig gevormde individuen dezelfde volmaakte, rechtlijnige correlatie voor een serie bladeren van hetzelfde exemplaar. Toch is de correlatie-coëfficiënt hier buitengewoon hoog, maar blijft in alle andere gevallen steeds aanzienlijk en daalt gemiddeld niet beneden 0.7.

Deze grootheid blijft nu verder buiten beschouwing. Correlatie-schemata werden voor alle onderzochte groepen gemaakt, maar in hoofdzaak als controle op de varianten-reeksen van de  $X$ -as ( $L : b$ ) en de  $Y$ -as ( $L : B$ ). De gegevens voor  $L : b$  en  $L : B$  zullen in het vervolg met de indices  $x$  en  $y$  worden aangeduid.

Belangrijker dan de correlatie-coëfficiënt is de functie voor de tanddiepte  $L : b - L : B$ , die nu bepaald wordt uit het verschil („Differenz”) der middenwaarden van  $L : b$  en  $L : B$ . Voor II 7  $F_1$  aldus:  $M_{diff} = M_x - M_y = 217.47 - 143.74 = 73.73$ ; de gemiddelde fout  $m_{diff} = \sqrt{m^2_x - m^2_y} = 3.607$ ;  $M_{diff} + m_{diff} = 73.73 + 3.61$ ;  $L : b - L : B = 0.74 + 0.04$ , 3 m-grenzen 0.63 tot 0.86.

Bij eenigermate homogeen materiaal is het gemiddelde (de middenwaarden  $L : B$  en  $L : b$ ) van een groep individuen reeds met een gering aantal varianten vrij nauwkeurig te benaderen. Een voorbeeld hiervan geeft een voorloopige meetproef, welke dienen moest ter oriëntering in stamgroep VI. Deze groep bestond in hoofdzaak uit *pallidus*-

vormen, welke onderling slechts kleine gradueele verschillen van blad- en vruchtvorm vertoonden. Het type van deze planten komt overeen met afbeeldingen van fig. 2 en 9. De *pallidus*-exemplaren: 4a, 3a, 3b, 3c, 3d, 3e en 3f (de laatste vier onvertakt) werden zelfbestoven. Deze zeven stamplanten gaven in 1923 zeven parallel-generaties, welke bij inspectie als homogeen en onderling identiek moesten worden beschouwd. In elk dezer groepen werd tegen het einde van den bloei, van een klein aantal individuen, welke als representanten voor de groep konden gelden (dus van krachtige, zoowel als zwakke exemplaren) bladeren verzameld. De bladinzameling was eenigszins anders dan later als regel werd aangenomen. Bij dit breedbladig phaenotype blijft de vorm van het stengelblad ook nog bij een groot gedeelte van de inflorescentiebladeren bewaard. De te meten bladeren werden in dit geval gekozen om en bij den overgang van stengel in bloeias, meestal maar één blad per plant. Voor de zeven parallel-generaties werden nu de M-waarden van  $L : B$  en  $L : b$  afzonderlijk bepaald en ten slotte ook voor de som van alle varianten als één reeks berekend. Het resultaat is samengevat in onderstaande tabel.

VI PALLIDUS  $F_1$ . OVERZICHT DER MIDDENWAARDEN VAN  $L : b$  EN  $L : B$   
BIJ 7 PARALLEL-GENERATIES

stamplant	$L : b$	$\bar{c}_x$	$L : B$	$\bar{c}_y$	$L : b \text{ -- } L : B$	n
4a	$1.51 \pm 0.02$	1.22	$1.02 \pm 0.02$	0.96	$0.49 \pm 0.02$	39
3a	$1.49 \pm 0.02$	1.32	$1.03 \pm 0.02$	1.24	$0.46 \pm 0.03$	44
3b	$1.47 \pm 0.02$	0.92	$1.01 \pm 0.02$	0.80	$0.46 \pm 0.02$	25
3c	$1.51 \pm 0.02$	0.81	$1.07 \pm 0.03$	1.01	$0.45 \pm 0.03$	15
3d	$1.52 \pm 0.03$	1.35	$1.03 \pm 0.03$	1.47	$0.48 \pm 0.04$	26
3e	$1.48 \pm 0.03$	1.30	$1.01 \pm 0.02$	0.97	$0.47 \pm 0.04$	21
3f	$1.45 \pm 0.02$	1.03	$1.01 \pm 0.02$	0.87	$0.44 \pm 0.03$	22
Totaal	$1.49 \pm 0.01$	1.20	$1.02 \pm 0.01$	0.87	$0.47 \pm 0.01$	108

Het geringe aantal varianten in aanmerking genomen is de overeenstemming tusschen de groepen zeer bevredigend. De gemiddelden voor elk der rubrieken  $L : b$ ,  $L : B$  en  $L : b \text{ -- } L : B$  vallen ten naaste bij binnen elkaars foutengrenzen. De gesummeerde reeks als basis voor vergelijking genomen, met 108 varianten, bevestigt de groote overeen-

komst tusschen de afzonderlijke generaties. De totaal-reeks geeft geen M-waarden, die in eenige rubriek buiten de toelaatbare foutengrenzen vallen voor iedere generatie afzonderlijk. Het eenige effect van het grooter aantal varianten der totaal-reeks is een nauwer toehalen van de foutengrens. De getallen in bovenstaand tabelletje zijn afgerond in de 2e decimaal. Worden de m-waarden van de totaal-reeks als criterium genomen, dan blijkt, dat op een paar uitzonderingen na, de M-waarden van de afzonderlijke generaties blijven binnen de 3m-grenzen van de totaal-reeks.

Variatie der middenwaarden van de 7 parallelgroepen		3 m-grenzen voor het totaal	uitzondering
L : b	1.45 tot 1.52 . . . . .	1.47 -- 1.52	3c
L : B	1.01 tot 1.07 . . . . .	1.00 -- 1.04	3c
L : b -- L : B	0.44 tot 0.49 . . . . .	0.44 -- 0.50	geene

De uitzonderingen zijn maar kleine afwijkingen en betreffen bepalingen welke op slechts 15 à 20 varianten berusten. De middenwaarden zijn met een 30 à 40-tal bladeren reeds vrij nauwkeurig benaderd <sup>1)</sup>.

De vorm van het stengelblad zet zich niet altijd zoover voort in de inflorescentiebladeren, als bij dit breedbladig phaenotype het geval is. Om bladgemiddelden van verschillende phaentypen te kunnen vergelijken moest eenige uniformiteit gebracht worden in de keuze van voor meting te bezigen bladeren. De bladinzameling werd daarom gewijzigd op de reeds (pag. 240) aangegeven wijze. Deze verschuiving van de meetzone naar de zittende stengelbladeren, brengt eenige wijziging in de getalswaarde voor de middenwaarden, maar de uniforme, mechanisch uit te voeren bladinzameling schakelt een willekeurige bladkeuze uit en maakt de vergelijking van de meetresultaten onafhankelijk van een subjectief oordeel. Van den gestelden regel is bij de hier verder te behandelen metingen, niet meer afgeweken. Alleen wanneer de kulturen niet groot genoeg waren om veel planten van haar bladeren te berooven, moest met een paar bladeren uit de meetzone per individu worden volstaan.

<sup>1)</sup> Evenals bij het behandelde voorbeeld II 7 F<sub>1</sub>, een smalbladig phaenotype, is ook hier de correlatie tusschen L : b en L : B zeer groot. Voor het totaal, werd gevonden  $r = 0.92 \pm 0.01$ .



Naast *pallidus*-phaenotypen, kwamen in stamgroep VI ook *medius*- en *niger*-phaenotypen voor. Deze phaenotypen waren, zooals reeds bij de bloemfactoren werd opgemerkt alleen te onderscheiden op kleur en teekening van de bloemen. Ter vergelijking van blad- en vruchtvorm werden ook een paar *niger*-exemplaren zelfbestoven. Hieronder volgt het resultaat van de bladmetingen in de  $F_1$ -generaties van de beide *niger*-exemplaren, VI 10 en 5a, en van het *pallidus*-exemplaar VI 4.

	L : B	L : b	L : b — L : B	n
VI 10 nig. $F_1$ . . . . .	$1.14 \pm 0.03$	$1.64 \pm 0.03$	$0.49 \pm 0.04$	27
VI 5a nig. $F_1$ . . . . .	$1.15 \pm 0.03$	$1.64 \pm 0.04$	$0.49 \pm 0.05$	38
VI 4 pall. $F_1$ . . . . .	$1.14 \pm 0.02$	$1.72 \pm 0.03$	$0.58 \pm 0.03$	80

De overeenstemming tusschen de beide *niger*-generaties is, niettegenstaande het kleine n-getal, volmaakt. De *pallidus*-generatie stemt met de beide anderen overeen voor L : B; het „ingeschreven blad” is evenwel iets smaller dan van de *niger*-groepen, maar de waarden van L : b vallen niet buiten elkaar's toelaatbare foutgrenzen (3m).

Ter nadere bepaling van de middenwaarden werden in elk dezer  $F_1$ -generaties zelfbestuivingen gemaakt. De moederplanten van de  $F_2$ -generaties werden daarin uitgezocht zonder een opzettelijke keuze van bladvorm. In het belang van een niet te schralen zaadoogst zijn zwakke individuen bij de keuze uitgesloten geweest. Zelfbestoven werden in:

10  $F_1$ , nos.: 346, 348, 349, 350, 352;

5a  $F_1$ , nos.: 335, 336, 337;

4  $F_1$ , nos.: 271, 418, 419, 421, 422.

In 1924 konden nu bladmetingen aan de  $F_2$ -generaties verricht worden. De middenwaarden werden nu bepaald uit een veel grooter aantal varianten dan bij de  $F_1$ -generaties noodig was gebleken, teneinde m nauwkeuriger te benaderen.

Het resultaat van de metingen en berekeningen in 1923 en 1924 is nu samengevat in onderstaande tabel, waarin naast de middenwaarden voor L : B en L : b, de 3m-grenzen voor deze verhoudingsgetallen zijn aangegeven. Alle cijferwaarden werden berekend in 4 decimalen, voor de tabel afgerond in de 2e decimaal. Om het overzicht wat gemakkelijker

ker te maken is aan deze tabel in figuur 18 een schema toegevoegd <sup>1)</sup>.

De groote overeenkomst in bladvorm tusschen deze drie clans blijkt nu ook uit de gevonden gemiddelden van de bladverhoudingen. De middenwaarden van de  $F_2$ -generaties zijn ten opzichte van de bijbehorende  $F_1$ -generaties maar weinig verschoven.  $L : B$  en  $L : b$  van

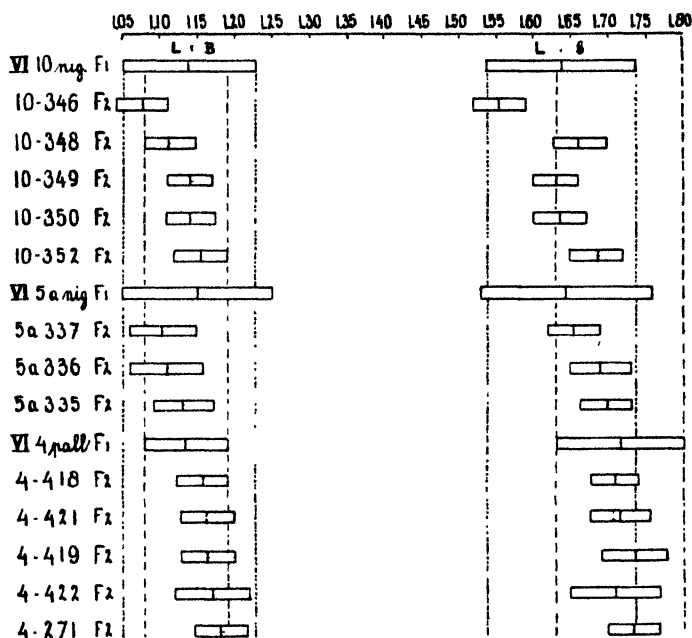


FIG. 18 <sup>1)</sup>. Schema voor het vergelijkend overzicht van de middenwaarden voor  $L : B$  en  $L : b$ , benevens de 3 m-grenzen, in  $F_1$ - en  $F_2$ -generaties van VI 10, VI 5a en IV 4.

alle  $F_2$ -generaties blijven binnen de 3m-grenzen van VI 10  $F_1$ , en VI 5a  $F_2$ , met een enkele uitzondering (VI 10-346  $F_2$ ) zelfs binnen de 3m-grenzen van VI 4  $F_1$ .

<sup>1)</sup> Tot verklaring van fig. 18, 20, 22 en 28 het volgende: de horizontale maatstrook is een plaatsbepaling voor de verhoudingsgetallen. Voor iedere generatie is de middenwaarde van  $L : B$  en  $L : b$  met de bijbehorende 3 m-grenzen aangeduid door een smallen, middendoor-gedeelden rechthoek, waarvan de middellijn voorstelt  $M$ , de beide korte rechthoekzijden de 3 m-grenzen. De rechthoeken staan ten opzichte van de horizontale maatstrook georiënteerd. Deze figuren geven dus ook voor het verschil tusschen  $L : b$  en  $L : B$  vergelijkbare maten.

VERGELIJKEND OVERZICHT VOOR  $F_1$ - EN  $F_2$ -GENERATIES VAN STAMGROEP VI.

stam- groep VI	L : B	3m-grenzen	$\sigma_y$	L : b	3m-grenzen	$\sigma_x$	L : b — L : B	3m-grenzen	r	n
10 $F_1$	1.14 $\pm$ 0.03	1.05 — 1.23	15.71	1.64 $\pm$ 0.03	1.54 — 1.74	17.46	0.49 $\pm$ 0.06	0.36 — 0.63	0.79 $\pm$ 0.07	27
346 $F_2$	1.08 $\pm$ 0.01	1.04 — 1.11	15.88	1.56 $\pm$ 0.01	1.52 — 1.59	17.00	0.48 $\pm$ 0.02	0.43 — 0.52	0.72 $\pm$ 0.03	227
348 $F_2$	1.11 $\pm$ 0.01	1.08 — 1.15	14.32	1.66 $\pm$ 0.01	1.63 — 1.70	14.95	0.55 $\pm$ 0.02	0.50 — 0.60	0.50 $\pm$ 0.06	156
349 $F_2$	1.14 $\pm$ 0.01	1.11 — 1.17	16.22	1.63 $\pm$ 0.01	1.60 — 1.66	15.77	0.49 $\pm$ 0.02	0.44 — 0.54	0.64 $\pm$ 0.04	208
350 $F_2$	1.14 $\pm$ 0.01	1.11 — 1.18	16.21	1.63 $\pm$ 0.01	1.60 — 1.67	15.02	0.49 $\pm$ 0.02	0.44 — 0.54	0.64 $\pm$ 0.04	205
352 $F_2$	1.16 $\pm$ 0.01	1.12 — 1.19	17.18	1.69 $\pm$ 0.01	1.65 — 1.72	16.96	0.53 $\pm$ 0.02	0.48 — 0.58	0.70 $\pm$ 0.04	193
5a $F_1$	1.15 $\pm$ 0.03	1.05 — 1.25	21.37	1.64 $\pm$ 0.04	1.53 — 1.76	22.91	0.49 $\pm$ 0.05	0.34 — 0.65	0.78 $\pm$ 0.06	38
335 $F_2$	1.13 $\pm$ 0.01	1.09 — 1.17	18.00	1.70 $\pm$ 1.01	1.66 — 1.73	16.86	0.57 $\pm$ 0.02	0.51 — 0.62	0.59 $\pm$ 0.05	199
336 $F_2$	1.11 $\pm$ 0.02	1.06 — 1.16	19.76	1.69 $\pm$ 0.01	1.65 — 1.73	17.05	0.58 $\pm$ 0.02	0.52 — 0.64	0.76 $\pm$ 0.03	149
337 $F_2$	1.10 $\pm$ 0.01	1.06 — 1.15	21.57	1.66 $\pm$ 0.01	1.62 — 1.69	17.30	0.55 $\pm$ 0.02	0.50 — 0.61	0.76 $\pm$ 0.04	223
4 (pall.) $F_1$	1.14 $\pm$ 0.02	1.08 — 1.19	16.91	1.72 $\pm$ 0.03	1.63 — 1.80	25.14	0.58 $\pm$ 0.03	0.48 — 0.65	0.89 $\pm$ 0.02	80
271 $F_2$	1.18 $\pm$ 0.01	1.15 — 1.22	15.95	1.73 $\pm$ 0.01	1.70 — 1.77	15.89	0.55 $\pm$ 0.02	0.50 — 0.60	0.62 $\pm$ 0.04	189
418 $F_2$	1.16 $\pm$ 0.01	1.12 — 1.19	15.25	1.71 $\pm$ 0.01	1.68 — 1.74	14.79	0.55 $\pm$ 0.02	0.51 — 0.60	0.55 $\pm$ 0.05	175
419 $F_2$	1.16 $\pm$ 0.01	1.13 — 1.20	16.35	1.74 $\pm$ 0.01	1.69 — 1.78	19.75	0.57 $\pm$ 0.02	0.52 — 0.62	0.75 $\pm$ 0.03	188
421 $F_2$	1.16 $\pm$ 0.01	1.13 — 1.20	13.07	1.72 $\pm$ 0.01	1.68 — 1.76	15.03	0.55 $\pm$ 0.02	0.50 — 0.60	0.55 $\pm$ 0.06	130
422 $F_6$	1.17 $\pm$ 0.01	1.12 — 1.22	16.05	1.71 $\pm$ 0.02	1.65 — 1.77	19.77	0.54 $\pm$ 0.03	0.46 — 0.62	0.70 $\pm$ 0.05	92

Opvallend is in clan VI 10 de bijna volmaakte overeenkomst tussen 10-349  $F_2$ , 10-350  $F_2$  en de  $F_1$ -generatie, niettegenstaande de  $F_1$ -generatie nog geen 30 varianten omvat en de beide  $F_2$ -generaties elk ruim 200 varianten tellen. Ook in clan VI 5a is de overeenstemming bevredigend.

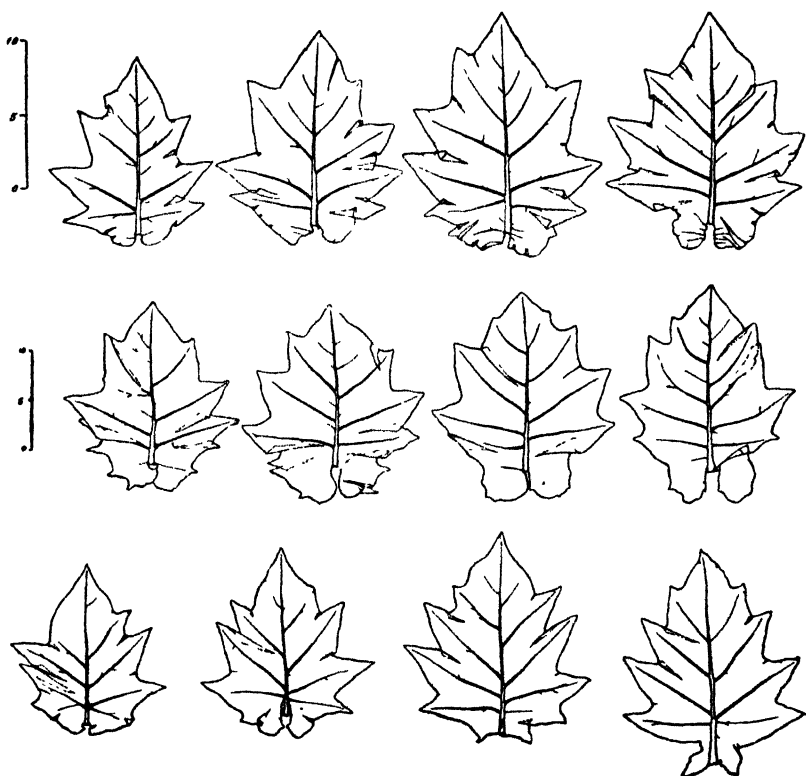


FIG. 19. Zittende stengelbladeren van VI 10—346  $F_2$  no. 1 (bovenste rij), VI 5a—337  $F_2$  no. 13 (middelste rij) en VI 4—418  $F_2$  no. 18 (onderste rij).

Zeer homogeen blijkt clan VI 4 (*pallidus*) te zijn, vooral ten opzichte van de verhouding  $L : b$ , het zgn. ingeschreven blad. De overeenstemming tussen de bladverhoudingsgetallen van de  $F_2$ -generaties onderling, blijkt uit het feit, dat alle gemiddelden blijven binnen 3m, onverschillig welke  $F_2$ -generatie als basis van vergelijking wordt gekozen. De getalswaarden voor  $L : B$  blijven binnen 1.15 — 1.19, voor  $L : b$

binnen 1.70 — 1.74, d. w. z. de engste begrenzing, die voor de toelaatbare fout van de vijf gezamenlijke zustergeneraties gevonden werd. Vergelijkt men de  $F_2$ -generaties met de  $F_1$ -generatie, dan blijkt dat de zelfbestuiving geen verschuiving van eenige beteekenis heeft teweeg gebracht:  $L : B$  blijkt binnen 2m,  $L : b$  zelfs binnen m van de  $F_1$ -generatie.

Het is duidelijk, dat deze drie generatie-reeksen geen homozygote genotypen behoeven te zijn, maar uit de gevonden cijfers blijkt voldoende, dat de stamplanten van de drie clans voor de factoren, welke de lengte-breedte-verhouding beheerschen zeer overeenkomstige constituties hebben gehad. Diversiteit met betrekking tot den bladvorm kan voor de clans van stamgroep VI niet groot zijn.

Bij wijze van illustratie voor den bladvorm zijn in fig. 19 enkele bladeren uit de meetzone van een drietal individueel-typen samengevoegd; meer dan een indruk van den vorm kan niet in deze afbeelding worden gezien. Een indruk van de variatie in een enkele generatie zou uitgebreidere illustraties noodzakelijk maken.

Geheel anders is het resultaat van een soortgelijke proef met stamgroep II, welke uitsluitend uit smalbladige *niger*-individueën bestond (zie fig. 1). De individueel-typen waren voor den bladvorm onderling verschillend, maar tegenover stamgroep VI gekarakteriseerd door langere en smallere bladeren met spitseren, soms langgerekten top en diepere insnijdingen tusschen de tanden. De verschillen in bladvorm zouden als modificaties van eenzelfde bladtype hebben kunnen gelden, maar het meetonderzoek wees uit, dat de verschillen hier van genotypischen aard moesten zijn. Het resultaat van de metingen in enkele clans is weer in tabelvorm gebracht en met een schema in Fig. 20 verduidelijkt.

Allereerst kan worden opgemerkt, dat de middenwaarden voor  $L : B$  en  $L : b$  vallen buiten de 3m-grenzen, welke voor de clans van stamgroep VI werden gevonden.  $L : B$  ligt voor de clans van VI tusschen 1.05 en 1.25, van II tusschen 1.25 en 1.70; voor  $L : b$  respectievelijk tusschen 1.55 en 1.80 en tusschen 1.90 en 2.60.

In de tweede plaats blijkt, dat de middenwaarden van de  $F_1$ -generaties uit stamgroep II niet, zooals bij stamgroep VI, binnen elkaars 3m-begrenzing blijven (vergelijk fig. 18 en 20).

Ten derde doet zich het verschijnsel voor, dat in eenzelfde clan de

$F_2$ -generaties de 3m-grenzen van de  $F_1$ -generatie zeer ver gaan overschrijden (zie fig. 20, II 7).

De conclusie, die hieruit te trekken valt is, dat het uitgangsmateriaal niet homogeen was en voor de factoren, die de lengte-breedte-verhoudingen beheerschen sterk heterozygoot moet zijn geweest. Niet alle clans zijn zoo heterogeen gebleken als II 7. De clans II 1c en II 1d, die bij inspectie ook voor andere kenmerken zeer overeenkomstig waren, blijken voor deze bladmetingen geen groote verschillen op te leveren. II 7 is schijnbaar zeer sterk heterozygoot, maar de genotypische ver-

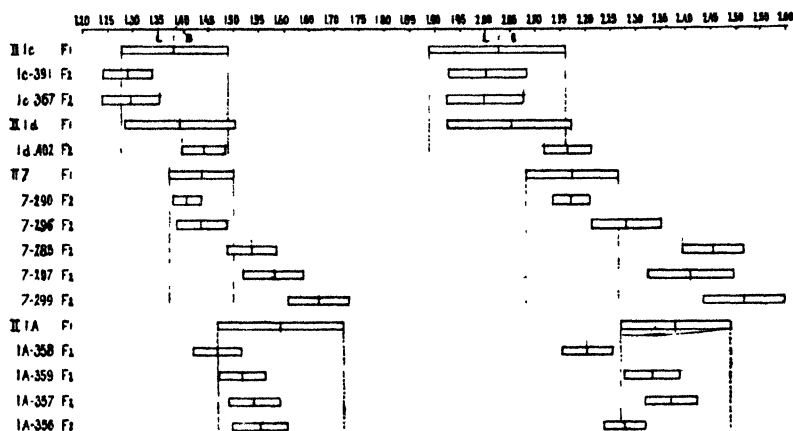


FIG. 20 <sup>1)</sup>. Schema voor het vergelijkend overzicht van de middenwaarden voor L : B en L : b, benevens de 3 m-grenzen in  $F_1$ - en  $F_2$ -generaties van II 1c, II 1d, II 7 en II 1a.

schillen tusschen de verschillende  $F_2$ -generaties kunnen niet zoo enorm zijn, als het phaenotypisch aspect zou doen vermoeden. Tusschen de  $F_1$ -generatie en de  $F_2$ -generatie van no. 290 bestaat een zeer goede overeenkomst; de middenwaarden voor beide generaties van L : B en L : b zijn bijna volmaakt identiek, niettegenstaande de  $F_1$ -generatie slechts 83, de  $F_2$ -generatie 329 varianten omvat. De  $F_2$ -generaties gekweekt uit nos. 285, 297 en 299 geven middenwaarden, die geheel buiten de 3m-begrenzing der  $F_1$  vallen, maar de reden daarvan is hoofdzakelijk het optreden van geheel nieuwe individueel-typen met gewijzigden bladvorm (zie pag. 186 en 267). Zouden de M-waarden ook

<sup>1)</sup> Zie noot pag. 255.

VERGELIJKEND OVERZICHT VOOR  $F_1$ - EN  $F_2$ -GENERATIES VAN STAMGROEP II

stam- groep II	L : B	3m-grenzen	$\sigma_y$	L : b	3m-grenzen	$\sigma_x$	L : b — L : B	3m-grenzen	r	n
1c $F_1$	1.38 ± 0.04	1.28 — 1.49	17.76	2.03 ± 0.05	1.89 — 2.16	22.72	0.64 ± 0.06	0.47 — 0.82	0.78 ± 0.08	25
391 $F_2$	1.29 ± 0.02	1.24 — 1.34	15.23	2.01 ± 0.03	1.93 — 2.09	24.67	0.71 ± 0.03	0.62 — 0.81	0.53 ± 0.08	89
367 $F_2$	1.30 ± 0.02	1.24 — 1.36	18.05	2.00 ± 0.03	1.93 — 2.08	23.91	0.70 ± 0.03	0.61 — 0.80	0.72 ± 0.06	89
1d $F_1$	1.40 ± 0.04	1.29 — 1.51	24.40	2.05 ± 0.04	1.94 — 2.17	26.15	0.66 ± 0.05	0.50 — 0.82	0.67 ± 0.08	44
402 $F_2$	1.44 ± 0.01	1.40 — 1.49	19.62	2.16 ± 0.02	2.12 — 2.21	21.01	0.72 ± 0.02	0.66 — 0.79	0.66 ± 0.04	182
7 $F_1$	1.44 ± 0.02	1.37 — 1.50	19.86	2.17 ± 0.03	2.08 — 2.27	27.72	0.74 ± 0.04	0.63 — 0.86	0.93 ± 0.02	83
290 $F_2$	1.41 ± 0.01	1.38 — 1.44	17.51	2.17 ± 0.01	2.13 — 2.21	23.26	0.76 ± 0.02	0.72 — 0.81	0.67 ± 0.03	329
296 $F_2$	1.44 ± 0.02	1.39 — 1.48	21.67	2.28 ± 0.02	2.22 — 2.35	29.58	0.85 ± 0.03	0.77 — 0.93	0.62 ± 0.05	175
285 $F_2$	1.54 ± 0.02	1.49 — 1.58	21.32	2.45 ± 0.02	2.39 — 2.52	26.89	0.92 ± 0.03	0.83 — 1.00	0.61 ± 0.05	171
297 $F_2$	1.58 ± 0.02	1.52 — 1.64	25.50	2.41 ± 0.03	2.32 — 2.50	35.45	0.83 ± 0.03	0.74 — 0.93	0.71 ± 0.04	153
299 $F_2$	1.67 ± 0.02	1.61 — 1.73	25.36	2.52 ± 0.03	2.43 — 2.60	34.72	0.85 ± 0.03	0.74 — 0.95	0.72 ± 0.05	162
1a $F_1$	1.59 ± 0.04	1.47 — 1.72	27.58	2.38 ± 0.04	2.27 — 2.49	24.27	0.79 ± 0.06	0.62 — 0.85	0.86 ± 0.04	44
358 $F_2$	1.47 ± 0.02	1.42 — 1.51	24.86	2.20 ± 0.02	2.15 — 2.25	26.68	0.74 ± 0.02	0.67 — 0.81	0.78 ± 0.02	243
359 $F_2$	1.52 ± 0.02	1.47 — 1.56	25.93	2.33 ± 0.02	2.28 — 2.39	30.59	0.82 ± 0.02	0.74 — 0.89	0.74 ± 0.03	279
357 $F_2$	1.54 ± 0.02	1.49 — 1.59	29.00	2.37 ± 0.02	2.32 — 2.42	28.91	0.82 ± 0.02	0.75 — 0.90	0.80 ± 0.02	278
356 $F_2$	1.55 ± 0.02	1.50 — 1.61	25.67	2.28 ± 0.01	2.23 — 2.32	20.30	0.73 ± 0.02	0.66 — 0.79	0.73 ± 0.03	200

groepgemiddelden zijn, dan moesten dus ook sterk afwijkende indivi-

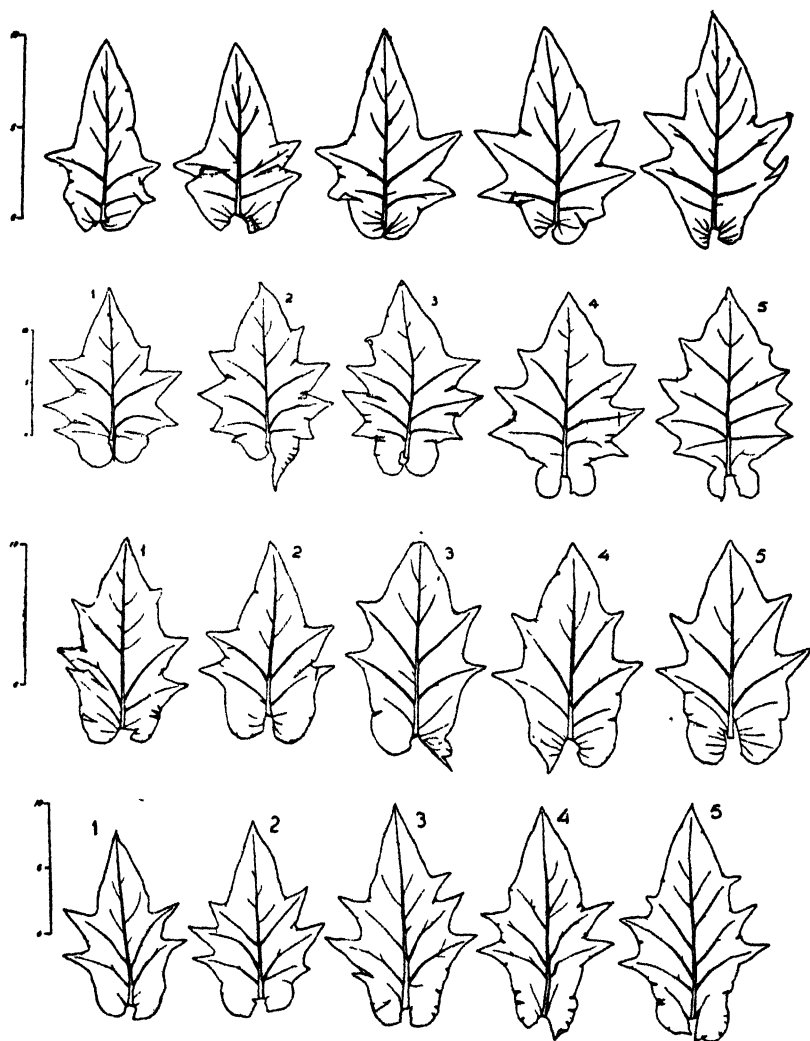


FIG. 21. Zittende stengelbladeren van: II 1c—391  $F_2$  no. 4. (eerste rij); II 1d 402  $F_2$  no. 15 (tweede rij); II 7  $F_1$  sine no. (derde rij); II 1a—359  $F_2$  no. 2 (vierde rij).

dueel-typen naar evenredigheid in het bladmonster zijn vertegenwoordigd. Zoo zijn ook in genoemde  $F_3$ -generaties de van het „type” afwij-



kende vormen opgenomen, omdat niet vaststond, dat deze „abnormale” planten van ziekelijken aard waren.

Het phaenotype van clan II 1a onderscheidde zich in alle generaties door lange, smalle bladeren, en was daardoor van alle andere clans uit stamgroep II als extreme vorm onderscheiden. Er is reeds op gewezen, dat in deze clan vertakte individueel-typen schaarsch waren en de bloemkleur constant bleef. Niettegenstaande het homogene aspect van de  $F_2$ -generaties valt II 1a-358  $F_2$ , althans voor L : b, buiten de 3m-grenzen van de  $F_1$ -generatie. Deze geringe vergrooting van de „tanddiepte” was bij inspectie aan de aandacht ontgaan.

Hoe weinig overigens de bladvormen bij de verschillende clans van stamgroep II van elkaar afwijken, moge eenigszins worden geïllustreerd door Fig. 21, welke op dezelfde wijze is samengesteld als fig. 19.

Uit de tot hiertoe behandelde metingsresultaten valt af te leiden:

1°. dat de verschillen met betrekking tot de lengte-breedte-verhouding van het blad tusschen de clans van stamgroep VI en de clans van stamgroep II erfelijke verschillen zijn, afhankelijk van de genotypische constitutie;

2°. dat in tegenstelling met stamgroep VI („breedbladige” phaenotypen) voor stamgroep II („smalbladige” phaenotypen) een niet te verwaarloozen diversiteit moet worden aangenomen.

Tusschen de bladtypen van de clans uit stamgroep VI en stamgroep II bestaan velerlei overgangsvormen. Ter aanvulling werden ook eenige metingen verricht in groepen, welke door hun bladverhoudingen tusschen breed- en smalbladige phaenotypen staan. De uitkomsten van deze, wat minder omvangrijke bladmetingen zijn analoog aan die van de reeds behandelde groepen. Een samenvatting geeft de tabel op pag. 264 en het schema, Fig. 22, op pag. 263.

Een homogeen en onderling zeer overeenkomstig bladaspect bezaten de clans III 2a, 2b en 2c. In de eerste en laatste zijn bladmetingen gedaan. De groepen van clan III 2a, blijken met een gering aantal varianten reeds een constante waarde voor L : B te geven; de verschillen voor moeder- en dochtergeneraties blijven ver binnen m. De overeenkomst voor L : b is voor de beide  $F_2$ -zustergeneraties bevredigend, maar ten opzichte van de  $F_1$ -generatie is een toename van de tanddiepte te constateeren. De overeenkomst in bladtype tusschen III 2a en

III 2c bij directe waarneming wordt bevestigd door de gevonden gemiddelden in beide clans. III 2c valt binnen de foutengrenzen van III 2a.

In dezelfde categorie van bladverhoudingen valt de buitengewoon eenvormige groep CXXIV, de nakomelingschap van een plant uit Zuid-Moravië. Van dit phacotype werd reeds melding gemaakt op pag. 225. Vrij homogeen voor den bladvorm was ook clan V 13, waarvan slechts een enkele der  $F_2$ -generaties werd gemeten: V 13—264  $F_2$ . Deze  $F_2$  omvat ca. viermaal zoo veel varianten als de  $F_1$ ; L : b bleef bijna ongewijzigd, terwijl L : B nog niet buiten de 3m-grenzen van de moedergeneratie komt.

Voor clan III a werd gewezen op het iets grootere verschil tusschen L : b — L : B bij de  $F_2$ -generaties vergeleken met de  $F_1$ -generatie. Een dergelijk verschil geeft bij het constant blijven van L : B (evenals bij II 1a—358  $F_2$ , zie pag. 262) niet aanstonds aanleiding om daarin een



FIG. 22<sup>1)</sup>. Schema voor het vergelijkend overzicht van de middenwaarden voor L : B en L : b, benevens de 3m-grenzen in  $F_1$ - en  $F_2$ -generaties van III 108, III 2a, III 2c, V 13, CXXIV en XVII.

ander bladtype te zien. In iedere generatie blijft een zekere variabiliteit van de tanddiepte bestaan. Eerst wanneer in een groep individuen de tanddiepte voor de afzonderlijke individuen groote extremen vertoont, vallen de uiterste varianten bij directe waarneming op als verschillend van bladvorm. De grootste extremen voor de tanddiepte werden gevonden in clan III 108. De  $F_1$ -generatie, hoewel zeer karakteristiek voor den vruchtvorm, was met betrekking tot den bladvorm (incasu de tanddiepte) niet homogeen te noemen. De zelfbestuiving van een  $\pm$  extreem dieptandig individu gaf een  $F_2$ -generatie, waarvan L : B nog binnen de 3m-grenzen van de  $F_1$ -generatie bleef, maar L : b een waarde

<sup>1)</sup> Zie noot pag. 255.

VERGELIJKEND OVERZICHT VOOR  $F_1$  EN  $F_2$  VAN DE STAMGROEPEN III, V, XVII EN CXXIV

	L : B	3m. grenzen	$\sigma_y$	L : b	3m-grenzen	$\sigma_x$	L : b—L : B	3m-grenzen	r	n
III 108 $F_1$	1.18 $\pm$ 0.03	1.08 — 1.27	20.45	1.82 $\pm$ 0.05	1.68 — 1.96	31.28	0.64 $\pm$ 0.06	0.48 — 0.81	0.80 $\pm$ 0.05	45
108—303 $F_2$	1.23 $\pm$ 0.04	1.12 — 1.34	27.31	2.23 $\pm$ 0.03	2.12 — 2.33	25.47	1.00 $\pm$ 0.05	0.85 — 1.15	0.78 $\pm$ 0.05	54
III 2a $F_1$	1.27 $\pm$ 0.03	1.19 — 1.35	13.59	1.81 $\pm$ 0.03	1.71 — 1.92	18.35	0.54 $\pm$ 0.04	0.41 — 0.67	0.75 $\pm$ 0.08	28
2a—319 $F_2$	1.26 $\pm$ 0.03	1.18 — 1.35	16.48	1.96 $\pm$ 0.04	1.79 — 2.12	23.74	0.69 $\pm$ 0.05	0.54 — 0.84	0.71 $\pm$ 0.09	33
2a—321 $F_2$	1.27 $\pm$ 0.03	1.19 — 1.34	16.52	1.91 $\pm$ 0.03	1.82 — 2.00	18.73	0.65 $\pm$ 0.04	0.53 — 0.77	0.79 $\pm$ 0.06	40
III 2c $F_1$	1.28 $\pm$ 0.02	1.21 — 1.35	14.36	1.77 $\pm$ 0.03	1.68 — 1.85	17.64	0.49 $\pm$ 0.04	0.38 — 0.60	0.69 $\pm$ 0.08	38
2c—328 $F_2$	1.22 $\pm$ 0.02	1.17 — 1.27	18.52	1.75 $\pm$ 0.02	1.69 — 1.80	19.03	0.53 $\pm$ 0.03	0.45 — 0.60	0.76 $\pm$ 0.04	105
V 13 $F_1$	1.29 $\pm$ 0.03	1.19 — 1.39	23.22	1.90 $\pm$ 0.03	1.82 — 1.98	19.80	0.61 $\pm$ 0.04	0.48 — 0.74	0.76 $\pm$ 0.06	50
13—264 $F_2$	1.37 $\pm$ 0.02	1.32 — 1.41	21.55	1.94 $\pm$ 0.02	1.89 — 1.99	21.62	0.57 $\pm$ 0.02	0.51 — 0.64	0.78 $\pm$ 0.03	196
CXXIV $F_1$	1.21 $\pm$ 0.02	1.16 — 1.26	14.17	1.75 $\pm$ 0.02	1.68 — 1.81	17.54	0.54 $\pm$ 0.03	0.46 — 0.62	0.77 $\pm$ 0.05	70
XVII 248 $F_2$	1.28 $\pm$ 0.03	1.18 — 1.38	20.47	1.48 $\pm$ 0.03	1.39 — 1.57	17.68	0.20 $\pm$ 0.04	0.09 — 0.30	0.67 $\pm$ 0.09	37

verkreëg, welke de 3m-grenzen ver overschreed. Deze generatie III 108—303  $F_2$  leverde de grootste  $M_{diff}$ . van alle onderzochte groepen:  $L : b - L : B = 1.00$ . Ter illustratie van het bladtype, zie Fig. 23.

Het tegenovergestelde geval was gerealiseerd in clan XVII, een bijna volkomen tandelôos type (zie fig. 10 pag. 213). Het beeld van de op-eenvolgende generaties was uitermate eenvormig. De goed ontwikkelde stengelbladeren variëerden van volkomen gaafrandig tot eenigermate getand; meer dan een of twee meer of minder duidelijke korte tanden aan iedere bladheft werden niet waargenomen. De inflorescentiebladeren zijn steeds gaafrandig. Voor  $L : b - L : B$  van een  $F_2$ -generatie werd gevonden 0.20, de kleinste getalswaarde voor de tanddiepte van de onderzochte groepen. Ter illustratie van den bladvorm zie figuur 23.

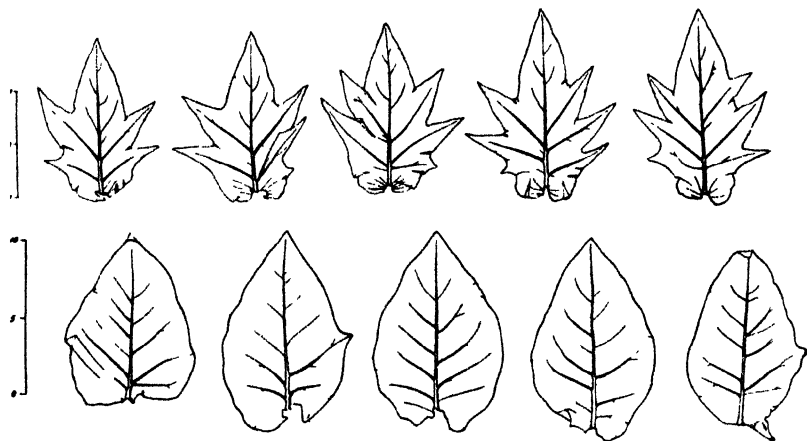


FIG. 23. Zittende stengelbladeren van III 108—303  $F_2$  no. 1 (bovenste rij); van XVII (Tessel) 248  $F_2$  no. 5 (onderste rij).

Voor een korte aanduiding van de beide uitersten van bladtypen met betrekking tot de tanddiepte zullen de termen „*edentata*” en „*incisa*” worden gebruikt. Er is nu gebleken, dat beide bladtypen tot genotypisch verschillende vormen kunnen behooren. De constante vererving van een edentaat bladtype is uit het gedrag van clan XVII gebleken. De bladvorm bleef ongewijzigd bij voortgezette zelfbestuiving tot in de 4e generatie van de Tesselsche stamplant. Behalve bij dit in de vrije natuur aangetroffen phaenotype kunnen edentate individueel-typen ook optreden als afsplitsingsproducten van een normaal edentaat indivi-

ducel-type. Dit was het geval in enkele  $F_1$ - en  $F_2$ -generaties van stamplanten uit stamgroep II. Deze edentate individueel-typen zijn van tweërlei aard en komen voor als:

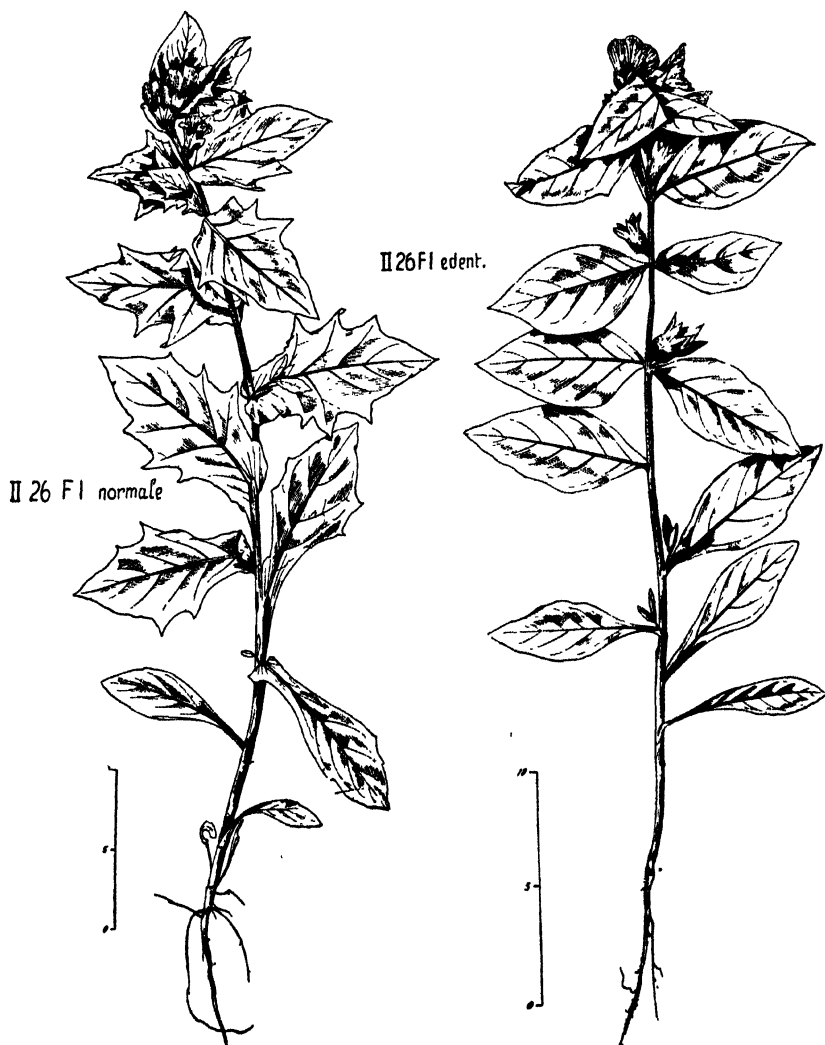


FIG. 24. Normaal en edentat type uit II 26  $F_1$ . Links, habitus van een exemplaar met gemiddeld bladtype; rechts, *agrestis*-modificatie met gaafrandige bladeren.

1°. modificaties van den voor groep of clan gemiddelden bladvorm met een *agrestis*-achtigen habitus. De nakomelingschap van dergelijke individuen geeft het normale bladtype van de groep terug. Voorbeelden van dergelijke uit edentate individuen gekweekte generaties zijn: II 1c—484 F<sub>2</sub>, 498 F<sub>2</sub>, 499 F<sub>2</sub>; II 26-634 F<sub>2</sub>, 636 F<sub>2</sub>, 637 F<sub>2</sub>. In deze zes F<sub>2</sub>-generaties kwamen slechts enkele edentate (*agrestis*!) vormen voor, overigens bezaten de groepen weer het oorspronkelijke bladtype. Een habitus-beeld van den normalen en den edentaten vorm geeft figuur 24, beide schetsen naar exemplaren uit II 26 F<sub>1</sub> bij het begin van den bloei.

2°. erfelijke wijziging tot edentataat bladtype bij normale habitus. Een voorbeeld hiervan is II 1c—367 F<sub>2</sub> no 1, een krachtige ca. 80 cm hoge plant, die bij zelfbestuiving terstond een voor den bladvorm homogene nakomelingschap leverde van vertakte en onvertakte exemplaren. Fig. 25. geeft het habitusbeeld van een exemplaar uit de volgende generatie, II 1c—367—1 F<sub>3</sub>. De habitus heeft groote overeenkomst met het Tesselsche type (verg. fig. 10 p. 213), maar de bladvorm is daarvan onderscheiden door een hartvormigen bladvoet, bij de onderste bladeren dikwijls voorzien van bladooren. In figuur 26 is een serie stengelbladeren van een exemplaar uit dezelfde generatie afgebeeld.

Edentate individueel-typen zijn ook in andere stamgroepen waargenomen; o. a. X Amsterdam en XLII Cassel. In eerstgenoemde groep kwamen edentate exemplaren vrij veel voor. Meestal vertoont het ongetande blad eenige overeenkomst met het „ingeschreven” blad van het getande type uit dezelfde groep. Enkele metingen in groep X gaven voor de lengte-breedte-verhouding van de edentate vormen een getalswaarde, die ongeveer overeenkwam met  $L : b$  van de getande vormen.

Ook het andere extreme bladtype, *incisa*, kan plotseling als wijziging van den normalen bladvorm optreden, maar gaat in de waargenomen gevallen niet gepaard met een *agrestis*-habitus, en is veel minder uniform dan het type *edentata*. De sterkste afwijkingen van dezen aard zijn voorgekomen in II 7—285 F<sub>2</sub>, 297 F<sub>2</sub> en 299 F<sub>2</sub>. De verandering van het normale bladtype voor II 7 bracht ook nog andere wijzigingen in allerlei gradaties van het aantal tanden, lengte van den bladsteel, aantal gesteelde bladeren, vorming van bladooren. In figuur 27 is slechts één van deze afwijkende bladtypen weergegeven (vergelijk hiermee het normale gemiddelde bladtype in figuur 21, p. 261, derde rij). Over den aard van deze bladwijzigingen kan nog slechts het vermoeden worden uitgesproken, dat hieraan een ziekte-verschijnsel ten grondslag

ligt (zie pag. 238). De groep II 7—290 F<sub>2</sub> was volkomen vrij van extreme afwijkingen van het type *incisa* en *edentata*.

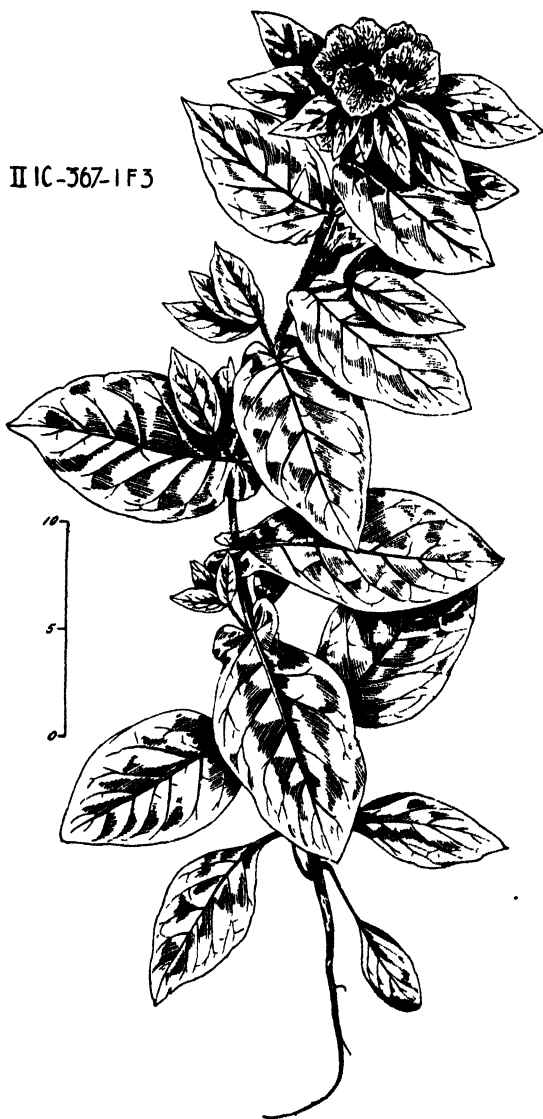


FIG. 25. Habitus van een exemplaar uit II 1c—367—1 F<sub>3</sub>, bij het begin van den bloei.

Het onderzoek naar factoren, die den bladvorm beïnvloeden is nog niet geëindigd. Met eenige mate van zekerheid kan voorloopig worden medegedeeld, dat het dentate bladtype domineert over het edentate bladtype, zooals uit kruisingen reeds gebleken is. Het optreden van edentate constante vormen schijnt van recessieve factoren afhankelijk te zijn. Betreffende splitsingen in  $F_2$ -generaties wordt nog niet over voldoende gegevens beschikt.

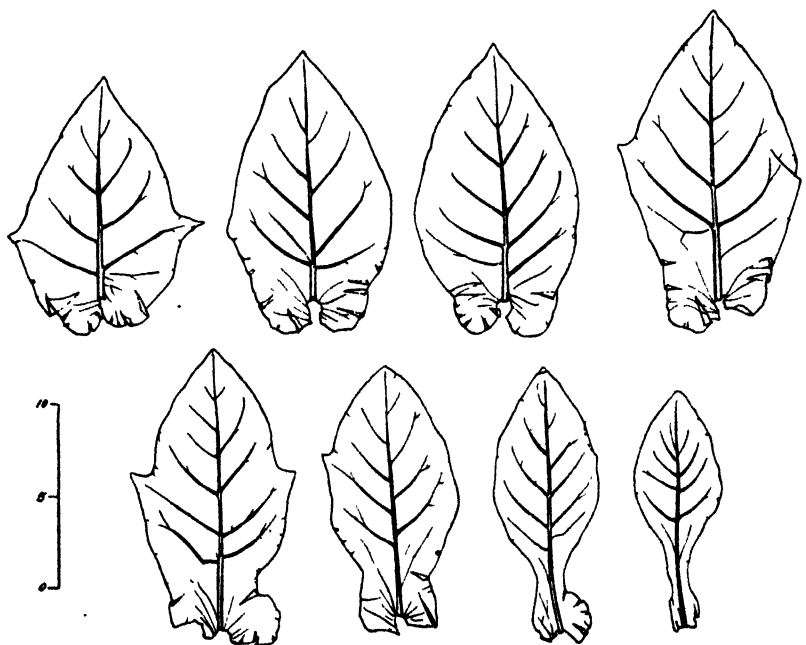


FIG. 26. Serie stengelbladeren van II 1c—367—1  $F_3$  no. 2.

Het zou niet moeilijk zijn het aantal  $\pm$  constant te kweken vormen te vermeerderen en de reeks overgangen bijv. tusschen VI 5a en II 1a of tusschen III 108 en XVII uit te breiden. Het was evenwel niet mogelijk om van alle uitgezaaide monsters clans te kweken en te bestudeeren. Afgezien van de moeilijkheden telken jare op versch terrein voor een groot aantal groepen  $\pm$  gelijke groei-voorwaarden te scheppen, brengt het verzamelen, drogen en bewerken van het bladmateriaal veel omslachtigen en tijdroovenden arbeid. Het moge voldoende zijn te vermelden, dat de overige stamgroepen, grootendeels van botani-



sche tuinen afkomstig, wel is waar nog velerlei „bladtypen” lieten onderscheiden, maar voor algemeen aspect zich in de rij van de gemeenten vormen lieten groepeeren.

Hieronder volgen nog eenige gegevens voor enkele groepen uit mijn notities tijdens de bloeiperiode <sup>1)</sup>.

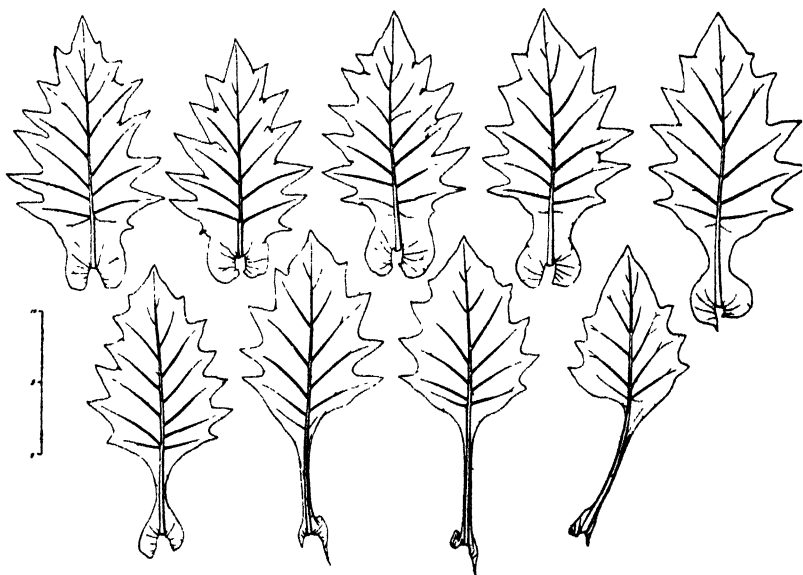


FIG. 27. Serie stengelbladeren van II 7—299 F<sub>2</sub> no. 1, afwijkend bladtype

Ten slotte kan het resultaat van de bladmetingen kort worden samengevat, wanneer voor alle onderzochte groepen de berekende middewaarde als criterium voor de diversiteit, en de  $\sigma$ -getallen als maat voor

<sup>1)</sup> Breedbladig, ongeveer van het type VI 5a en 10 waren: XXVI Rotterdam, (*niger* en *pallidus*); XXV Groningen; LX Kopenhagen; XXXVII Erlangen (*niger* en *pallidus*), minder diep ingesneden bladomtrek, onderste bladeren bijna ongesteeld; XI. Munchen (*pallidus*, *medius* en *niger*), ondiep getand.

Zuivere *pallidus*-kulturen met het bladtype van stamgroep VI waren: XXVII Wageningen, CXXVIII Leiden, beide nagenoeg daarmee identiek; LXXXVII Dyon, CXV Chelsea.

Breedbladige typen ongeveer als III 2a en V 13 waren: XXXIX Hohenheim, *incisa*-type, ( $\pm 6$  tanden op iedere bladheft); XLVI Koningsbergen; CXXI Brunn (zeer lichtbloemig *niger*-phaenotype met *pallidus* gemengd); CXIX Budapest; CXXV Edinburg.

Min of meer langbladig als de typen van stamgroep II waren: XXIX Antwer-

de variabiliteit worden aangenomen. Het onderstaande overzicht, uit de tabellen van pag. 256, 260, en 264 samengesteld, kan dienen om de grenzen aan te geven, waarin de lengte-breedte-verhoudingen bij eenjarige vormen van *H. niger* zich kunnen bewegen.

Stamgroepen	L : B		L : b	
	M	$\sigma$	M	$\sigma$
VI „breedbladig”	1.08—1.17	0.14—0.22	1.56 —1.74	0.15—0.25
III, V, enz.	1.18—1.28	0.14—0.27	1.48 <sup>1)</sup> —1.96	0.18—0.31
II „smalbladig”	1.29—1.67	0.15—0.29	2.01 —2.38	0.23—0.31

De  $\sigma$ -waarden in deze tabel zijn uitgedrukt in dezelfde decimaalwaarde als L : B en L : b.

Uit dit overzicht blijkt, dat de middenwaarden van L : B een doorlopende reeks vormen van 1.08 tot 1.67, terwijl de  $\sigma$ -waarden voor verschillende bladtypen binnen dezelfde grenzen blijven vallen; m. a. w. naast een aanzienlijke diversiteit met betrekking tot L : B blijft de variabiliteit vrij wel constant. Voor L : b grijpen de middenwaarden van de tussenrubriek over de eerste heen; deze afwijking is toe te schrijven aan het edentate bladtype van XVII. Uit de  $\sigma$ -getallen voor VI en II blijkt, dat bij smalbladige vormen de variabiliteit met betrekking tot L : b grooter is dan voor breedbladige vormen.

Om na te gaan hoe de lengte-breedte-verhouding zich gedraagt bij kruising werd een breedbladig individu van stamgroep VI gekruist met een smalbladig individu van stamgroep II. Voor het breedbladige exemplaar werd een *pallidus*-vorm gekozen ten einde tegelijkertijd te

pen, (*pallidus* en *niger*); XXXV Bonn; XCIII Lissabon (*pallidus*); XLII Cassel, met edentate vormen; LIX Warschau.

Gemengde groepen met karakteristiek verschillende, breed- en smalbladige typen waren: XXIV Dahlem (*pallidus*, *medius* en *niger*); XXVI Göttingen (*pallidus*, *medius* en *niger*).

Vormen met diep ingesneden bladeren vergelijkbaar met het type van III 108—303 gaven: X Amsterdam, met edentate vormen; XCV Lissabon (*pallidus*); LXXIV Parijs (*niger*); LXVIII Marseille (*niger* en *pallidus*).

<sup>1)</sup> Wanneer de edentate vorm XVII wordt uitgeschakeld, zou voor dit getal in de plaats komen 1.75 en dus de reeks der middenwaarden voor L : b, evenals voor L : B weer ongeveer sluiten.

onderzoeken in hoeverre de af- of aanwezigheid van anthocyaan verband zou houden met andere kenmerken of eigenschappen <sup>1)</sup>. In het hoofdstuk over de bloemkleurfactoren is van deze kruising reeds melding gemaakt. Tusschen VI 4 *pallidus* en II 7 *niger*, moederplanten van voor bladvorm reeds behandelde clans, werden reciproke bestuivingen verricht.

Een overzicht van de meetresultaten voor de F<sub>1</sub>- en de F<sub>2</sub>-generaties geeft de tabel op pag. 274 en het schema, Fig. 28, op pag. 273.

In de beide F<sub>1</sub>-groepen van de reciproke bastaarden, II 7 × VI 4 en VI 4 × II 7, werden een aantal bladmetingen verricht en de middenwaarden berekend. De gelijkwaardige klasse-varianten van beide groepen, bij elkaar opgeteld, geven een totaal-reeks voor de reciproke bastaarden, waarin opnieuw de middenwaarden werden bepaald. Uit de gevonden waarden en foutengrenzen in deze drie reeksen van varianten volgt zonder commentaar, dat de reciproke bastaarden identiek zijn.

Een vergelijking met het individu-gemiddelde van de beide ouders is niet mogelijk, omdat men een proefplant niet geheel van bladeren berooven kan en omdat het aantal vergelijkbare bladeren per individu veel te gering zou zijn om als middenwaarde te kunnen fungeren. Vergelijkt men de middenwaarden van het totaal der reciproken met die van de F<sub>1</sub>-generaties der beide ouders, welke tegelijkertijd te velde stonden, dan blijkt de bastaard een intermediaire vorm te zijn. Deze uitkomst kon reeds worden voorspeld uit een vergelijking van jonge plantjes. Zie fig. 29. De F<sub>1</sub>-generatie van den bastaard is zóó volkomen intermediair tusschen de beide ouder-generaties, dat de waarden voor L : B en L : b voor de gesummeerde totaalreeks gelijk zijn aan de halve som van de cijferwaarden, gevonden voor de F<sub>1</sub>-generaties der beide ouders. (Zie pag. 273).

Het gedrag van den primairen bastaard is dus voor den bladvorm analoog met het anthocyaan-gehalte, d. w. z. intermediair.

<sup>1)</sup> Het is duidelijk, dat in de F<sub>2</sub>-generaties van de spontane *medius*-vormen uit stamgroep VI geen splitsing van bladvorm kon optreden, omdat de *pallidus*- en *niger*-phaenotypen voor den bladvorm zóó overeenkomstig en constant waren, dat van een phaenotypisch onderscheid naar bladtypen geen sprake kon zijn. Deze *medius*-vormen zijn wel onderzocht, maar voor den bladvorm niet afzonderlijk behandeld. De identificatie van het bladtype voor *pallidus* en *niger* werd daarvoor voldoende geacht. De variatie in bladvorm in de F<sub>2</sub>-generaties van de *medius*-exemplaren was geheel, zooals voor *pallidus* en *niger* in groep VI werd aangetoond.

Voor L : B	$(1.44 + 1.14) : 2 = 1.29$ ; gevonden $1.28 \pm 0.02$
„ L : b	$(2.17 + 1.72) : 2 = 1.95$ ; gevonden $1.95 \pm 0.03$
„ L : b — L : B	$(0.74 + 0.58) : 2 = 0.66$ ; gevonden $0.68 \pm 0.03$
„ r	$(0.93 \times 0.89) : 2 = 0.91$ ; gevonden $0.91 \pm 0.02$

Er werden het volgend jaar een 6-tal door zelfbestuiving verkregen  $F_2$ -generaties gekweekt, welke, onderling vergeleken, hetzelfde phaenotypische beeld vertoonden en een even homogeen aspect gaven als de  $F_1$ -generaties nl.  $4 \times 7$ . 404  $F_2$ , 278  $F_2$ , 277  $F_2$ ;  $7 \times 4$ —268  $F_2$ , 406  $F_2$ , 407  $F_2$ . De splitsingen in *pallidus*, *medius* en *niger* waren normaal. In de grootste der  $F_2$ -zuster generaties II 7  $\times$  VI 4—268  $F_2$  werden stengelbladeren verzameld van 100 exemplaren, voor den voet weg gegrepen van vertakte en krachtige, zoowel als van onvertakte en zwakkere

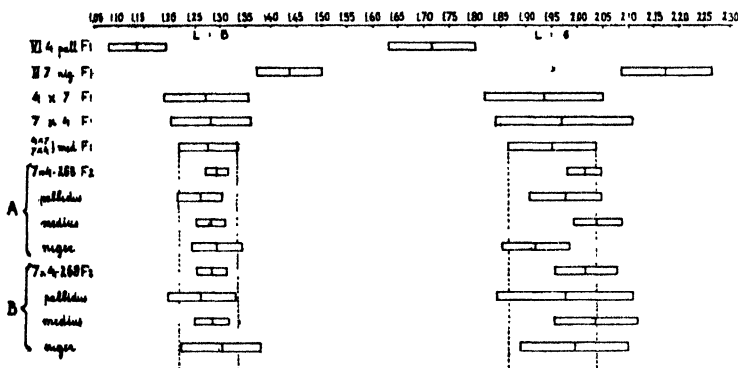


FIG. 28.<sup>1)</sup> Schema voor het vergelijkend overzicht voor de kruising II 7  $\times$  VI 4— $F_1$  en  $F_2$ .

individueën; alleen onmiskenbare *agrestis*-modificaties kleiner dan 30 cm. werden daarbij uitgezonderd. Dit bladmateriaal werd op de gewone wijze gemeten en becijferd. Om den invloed van elk individu op het generatie-gemiddelde even groot te maken werd van ieder exemplaar een gelijk getal bladeren uit de meetzone genomen, en wel de eerste vijf stengelbladen onder de inflorescentie, bij uitzondering vier. Het totaal der blad-varianten bedroeg op deze wijze 494. De gemiddelden werden nu berekend voor het totaal der  $F_2$ -generatie en voor *pallidus*, *medius* en *niger* afzonderlijk: A uit de bladvarianten ( $n = 494$ ), B uit de individugemiddelden als varianten ( $n = 100$ ).

Uit de becijfering van de gegevens voor A en B blijkt nu, dat het

<sup>1)</sup> Zie noot pag. 255.

VERGELIJKEND OVERZICHT VOOR DE KRUISSING II 7  $\times$  VI 4 F<sub>1</sub> EN F<sub>2</sub>.

	L : B	3m-grenzen	$\sigma_y$	L : b	3m-grenzen	$\sigma_x$	L:b — L:B	3m-grenzen	r	n
II 7 niger. F <sub>1</sub>	1.44 $\pm$ 0.02	1.37 — 1.50	19.86	2.17 $\pm$ 0.03	2.08 — 2.27	27.72	0.74 $\pm$ 0.04	0.63 — 0.86	0.93 $\pm$ 0.02	83
VI 4 pall. F <sub>1</sub>	1.14 $\pm$ 0.02	1.08 — 1.19	16.91	1.72 $\pm$ 0.03	1.63 — 1.80	25.14	0.58 $\pm$ 0.03	0.48 — 0.68	0.89 $\pm$ 0.02	80
II 7 $\times$ VI 4 F <sub>1</sub>	1.28 $\pm$ 0.03	1.20 — 1.36	19.55	1.97 $\pm$ 0.04	1.84 — 2.11	31.56	0.69 $\pm$ 0.05	0.54 — 0.84	0.88 $\pm$ 0.03	55
VI 4 $\times$ II 7 F <sub>1</sub>	1.27 $\pm$ 0.03	1.19 — 1.36	20.50	1.93 $\pm$ 0.04	1.82 — 2.05	28.29	0.66 $\pm$ 0.05	0.52 — 0.81	0.79 $\pm$ 0.05	53
Tot. der recipr.	1.28 $\pm$ 0.02	1.22 — 1.33	20.03	1.95 $\pm$ 0.03	1.87 — 2.04	30.05	0.68 $\pm$ 0.03	0.60 — 0.78	0.91 $\pm$ 0.02	108
II 7 nig. $\times$ VI 4 pall. 268 F <sub>2</sub>										
( totaal	1.29 $\pm$ 0.01	1.27 — 1.32	15.86	2.02 $\pm$ 0.01	1.98 — 2.05	25.39	0.72 $\pm$ 0.01	0.68 — 0.76	0.65 $\pm$ 0.03	494
<i>pallidus</i>	1.26 $\pm$ 0.01	1.22 — 1.31	15.30	1.98 $\pm$ 0.02	1.91 — 2.05	25.10	0.72 $\pm$ 0.03	0.63 — 0.80		111
<i>medius</i>	1.28 $\pm$ 0.01	1.26 — 1.31	15.55	2.04 $\pm$ 0.02	2.00 — 2.09	25.88	0.76 $\pm$ 0.02	0.70 — 0.81		269
<i>niger</i>	1.29 $\pm$ 0.02	1.24 — 1.34	16.67	1.92 $\pm$ 0.02	1.85 — 1.99	22.40	0.63 $\pm$ 0.03	0.54 — 0.71		114
( totaal	1.29 $\pm$ 0.01	1.26 — 1.31	9.55	2.02 $\pm$ 0.02	1.96 — 2.08	19.71	0.73 $\pm$ 0.02	0.66 — 0.80	0.74 $\pm$ 0.05	100
<i>pallidus</i>	1.26 $\pm$ 0.02	1.21 — 1.33	9.32	1.98 $\pm$ 0.04	1.85 — 2.11	21.26	0.72 $\pm$ 0.04	0.61 — 0.83		23
<i>medius</i>	1.29 $\pm$ 0.01	1.25 — 1.32	8.64	2.04 $\pm$ 0.03	1.96 — 2.12	19.85	0.75 $\pm$ 0.03	0.67 — 0.84		54
<i>niger</i>	1.31 $\pm$ 0.02	1.23 — 1.38	11.20	2.00 $\pm$ 0.04	1.89 — 2.10	16.80	0.69 $\pm$ 0.04	0.57 — 0.82		23

geen verschil maakt of de afzonderlijke bladeren als varianten worden beschouwd, dan wel of de individu-gemiddelden als afzonderlijke varianten worden aangenomen (vergelijk de totalen van 268  $F_2$  A en B). De foutengrenzen zijn voor de individuele varianten, niettegenstaande n vijf maal zoo klein is, niet noemenswaard grooter dan de bladvarianten.

Het eerste feit, dat uit de overeenkomst der middenwaarden valt af te leiden, is, dat de gemiddelden van de  $F_2$ -generatie volkomen vallen binnen de foutengrenzen van de  $F_1$ -generatie. Het tweede, daarmee



FIG. 29. Kiemplantjes van: 1. II 7 *niger*  $F_1$ ; 2. II 7 *niger*  $\times$  VI 4 *pallidus*  $F_1$ ; 3. VI 4 *pallidus*  $F_1$ .

analoog, is, dat de gegevens voor *pallidus*, *medius* en *niger*, afzonderlijk bewerkt, gemiddelden geven, die niet de minste neiging vertoonen om tot de middenwaarden der dochtergeneraties van beide ouders terug te keeren. Integendeel voor elk van de drie categorieën blijven de middenwaarden volkomen binnen de 3m-grenzen van de  $F_1$ -bastaard-generatie. Breed- en smalbladige vormen komen in elk der rubrieken *pallidus*, *medius* en *niger* voor als uiterste varianten en bereiken als zoodanig getalswaarden, die tot de middenwaarden van de beide oudergroepen naderen, maar het meerendeel der individuen van de  $F_2$ -gene-

ratie behoort tot de intermediaire bladvormen. Als specimina van breedbladige, intermediaire en smalbladige typen zijn in onderstaand tabeltje de individu-gemiddelden voor L : B en L : b van een drietal planten uit de *pallidus*-, *medius*- en *niger*-rubrieksamengevoegd om de overeenkomst van intermediaire en extreme varianten te demonstreeren.

bladtype	<i>pallidus</i>			<i>medius</i>			<i>niger</i>		
	no	L : B	L : b	no	L : B	L : b	no	L : B	L : b
smal	91	1.47	2.43	82	1.50	2.31	85	1.53	2.37
interm.	54	1.31	2.06	42	1.34	2.05	28	1.31	1.96
breed	74	1.19	1.70	24	1.13	1.65	7	1.09	1.66

Worden de aantallen varianten in iedere klasse voor elk der bloemphaenotypen omgerekend in procenten van het totale aantal voor iedere rubriek, dan verkrijgt men voor de bladvarianten volgende tabel:

$7 \times 4 - 268 F_2$		L : B (zie figuur 30)											
klassegrenzen		85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195
totaal		1.0	2.8	14.8	26.3	25.5	15.0	8.9	3.4	1.4	0.6	0.2	
<i>pallidus</i>		0.9	3.6	16.2	34.2	21.6	9.0	10.0	2.7	1.8	0.0	0.0	
<i>medius</i>		1.5	2.2	14.1	24.5	28.2	17.1	7.1	3.4	0.7	0.7	0.4	
<i>niger</i>		0.0	3.5	14.9	22.8	22.8	15.8	12.3	4.4	2.6	0.9	0.0	

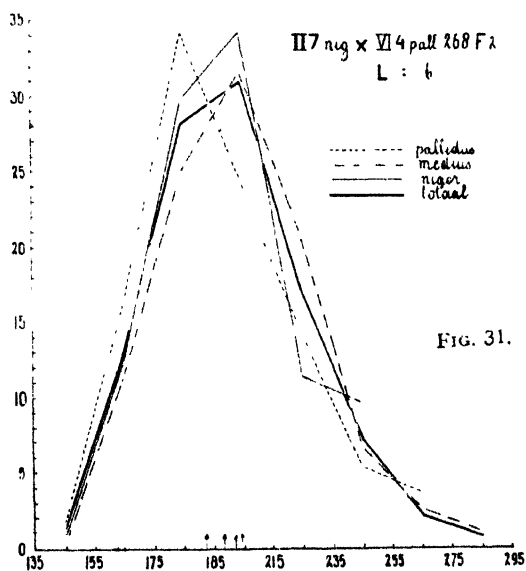
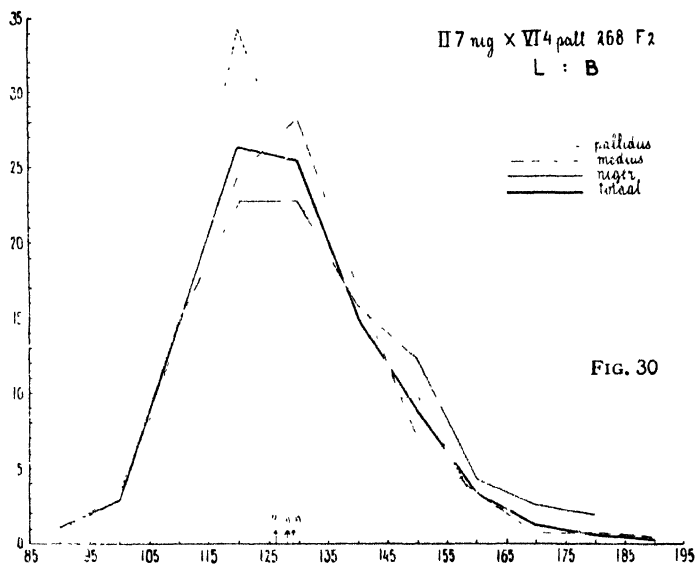
  

$7 \times 4 - 268 F_2$		L : b (dubbelklassen; zie figuur 31)									
klassegrenzen		135	155	175	195	215	235	255	275	295	
totaal		1.4	12.7	28.1	31.0	17.2	7.1	2.2	0.7		
<i>pallidus</i>		1.8	16.2	34.2	24.3	14.4	5.4	3.6	0.0		
<i>medius</i>		0.7	11.5	24.9	31.6	20.8	6.7	2.6	1.1		
<i>niger</i>		2.6	12.3	29.8	34.2	11.4	9.7				

Om een gemakkelijk overzicht te krijgen zijn de gegevens van deze tabel in polygonaal-schemata overgebracht; voor L : B in figuur 30; voor L : b in figuur 31.

Er is geen bepaalde voorkeur van het *pallidus*-phaenotype tot breedbladige vormen, omgekeerd bestaat bij het *niger*-phaenotype geen neiging om bij voorkeur aan smalbladige vormen gebonden te zijn. Uit de klassen-polygonen in de figuren 30 en 31 blijkt voldoende, dat de ver-

deeling van varianten bij *pallidus*, *medius* en *niger* parallel verloopt. Deze overeenstemming tusschen de drie bloem-phaenotypen blijkt ook



reeds uit de geringe verschillen voor de  $\sigma$ -getallen in de tabel p. 274; voor L : B 0.15—0.17, voor L : b 0.22—0.26. De M-waarden vallen



binnen elkaars foutengrenzen: er is dus tusschen de drie categoriën van de  $F_2$ -generatie geen diversiteit met betrekking tot den bladvorm.

Indien nu, zooals blijkt, de breed- en smalbladige varianten voor *pallidus*, *medius* en *niger* zich in de  $F_2$ -generatie met gelijke M-waarden rangschikken naar een toevalsverdeeling, dan volgt hieruit een conclusie met betrekking tot het verband tusschen bloemphaenotype en bladvorm: de factoren die den bladvorm beheerschen zijn onafhankelijk van de factoren, die de bloemkleur beïnvloeden. Dezelfde gevolgtrekking kan, zooals in het volgende hoofdstuk blijken zal, ook getrokken worden ten aanzien van den vruchtvorm. Daarmee is bewezen, dat de aan- of afwezigheid van anthocyaan in de plant slechts een accessorsch kenmerk is, en met morphologische kenmerken niet in directe correlatie staat. *H. pallidus* kan dus, van een systematisch standpunt bezien, alleen als een kleur-varieteit worden opgevat.

Voor de bladfactoren zelve ligt een conclusie niet dadelijk voor de hand. De middenwaarden voor  $F_1$  en  $F_2$  van den bastaard zijn ten opzichte van elkaar niet verschoven en met betrekking tot de  $F_1$ -generaties der beide ouders gelijkwaardig. De  $F_2$ -bastaard-generatie is even goed intermediair als de  $F_1$ -generatie (vergelijk schema van fig. 28, p. 273). Groepen van breedbladigen, intermediairen en smalbladigen laten zich niet afgrenzen. Er heeft geen onmiddellijke splitsing plaats in duidelijk gescheiden bladtypen, maar er wordt een continue reeks gevormd. Het heeft den schijn, alsof tusschen de bladtypen der beide ouders een nieuw intermediair type is ontstaan. Nu is er voor de overeenkomst tusschen de  $F_1$ - en  $F_2$ -bastaardgeneratie een redelijke verklaring te vinden in de praemisse, dat het uitgangsmateriaal niet zuiver was. Deze veronderstelling — minder aannemelijk voor VI 4 *pallidus*, dan voor II 7 *niger* — zou gesteund kunnen worden door het feit, dat enkele der  $F_2$ -zuster-generaties van II 7 groote verschuivingen hebben gegeven van de middenwaarden tot buiten 3m van de  $F_1$ -generatie. De individuen van II 7  $\times$  VI 4- $F_1$  behoeven niet identiek van constitutie te zijn geweest. De moederplant van de onderzochte  $F_2$ -generatie, kan toevallig een constitutie hebben gehad, die dezelfde combinatie-mogelijkheden van constitutie-elementen opleverde, welke bij de kruising van de beide ouderplanten ontstonden. Hiertegen is aan te voeren, dat de afwijkende middenwaarden van II 7-285  $F_2$ , 297  $F_2$  en 299  $F_2$  in hoofdzaak veroorzaakt zijn door abnormale modificaties. Voor zoover het edentate varianten betrof, mag de modificatie veilig worden aange-

nomen; het erfelijke karakter van *incisa*-typen is niet bewezen, het ijle voorkomen van deze planten, met totaal gewijzigden bladvorm en bleke bladkleur, deed zelfs denken aan ziekteverschijnselen (zie pag. 238). Alle  $F_2$ -generaties vertoonden hetzelfde bladaspect. De keuze van 6 zusterplanten in de  $F_1$ -generatie zou dan op vrijwel identieke constituties moeten zijn gevallen. Het merkwaardigste is echter, dat een poging om uit  $7 \times 4 = 268 F_2$  de bladtypen van de beide ouders, of daarop gelijkende vormen te isoleren mislukte, waardoor de indruk van een  $\pm$  constant intermediair type opnieuw bevestigd werd.

In 1925 werden een drietal  $F_3$ -generaties gekweekt, waarvan de moederplanten zóó gekozen waren, dat ze als specimina konden gelden van breedbladige, intermediaire en smalbladige varianten. Voor breedbladig type werd een *pallidus*, voor intermediair een *medius*, voor smalbladig een *niger* uitgezocht. Deze moederplanten waren:

no. 14 *pallidus*, breedbladig met individueel-gemiddelden . . . . .  $L : B = 1.14$  en  $L : b = 1.77$

no. 17 *medius*, intermediair met individueel-gemiddelden . . . . .  $L : B = 1.26$  en  $L : b = 1.69$

no. 13 *niger*, smalbladig met individueel-gemiddelden . . . . .  $L : B = 1.41$  en  $L : b = 2.18$

De  $F_3$ -zustergeneraties,  $7 \times 4 = 268 - 14 F_3$ ,  $17 F_2$ ,  $13 F_3$  waren voor het bladaspect geheel gelijkvormig en pasten volkomen in het kader van de beide vorige generaties. <sup>1)</sup>

Indien dus het constant blijven van een bastaard-clan dan ook niet bewezen geacht mag worden, is de waarschijnlijkheid toch zeer groot, dat de kruising van breed- en smalbladige individueeltypen aanleiding geeft tot het ontstaan van nieuwe tusschenvormen. Het gedrag der kruisingsproducten is niet met eenvoudige Mendel-splitsing te verklaren; de lengte-breedte-verhoudingen van het blad moeten van meerdere factoren afhankelijk zijn.

Resumeerende kan gezegd worden dat *H. niger*  $\odot$  met betrekking tot den bladvorm bestaat uit constante, of  $\pm$  constant te kweken phaeotypen, welke bij kruising aanleiding geven tot de vorming van intermediaire bastaarden.

<sup>1)</sup> Tegen het einde van de bloeiperiode was ik verhinderd bladmateriaal voor statistische metingen te verzamelen. De directe waarneming kan dus niet door cijfers worden geverifieerd, maar de ervaring in het beoordeelen van het aspect der generaties bij de gekweekte vormen, geeft toch eenige waarde aan de bewering.

## NEGENDE HOOFDSTUK

### OVER DEN VORM VAN DEN VRUCHTELKELK

De kelk ondergaat gedurende het zwellen van de vrucht aanzienlijke vormveranderingen, groeit met de vrucht mee en blijft als volwassen orgaan den vliezigen vruchtwand omsluiten. De gedaante wordt min of meer kruikvormig met een insnoering op de plaats waar het verharde vruchtdekseltje de vruchtholten afsluit. Wanneer de zaden rijp worden begint de kelk te verharden tot een resistent orgaan.

Het is gebleken, dat in den volwassen toestand de kelk een even ka-

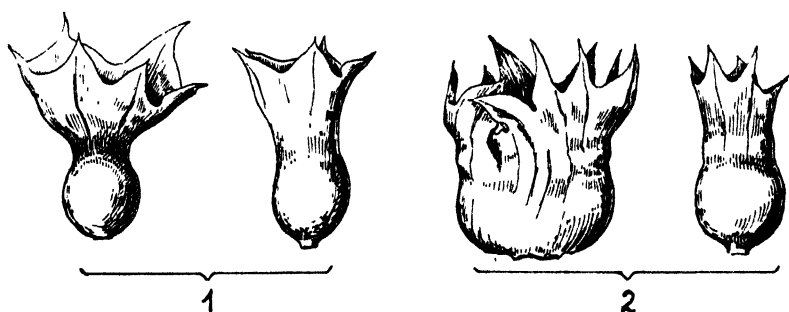


FIG. 32. 1. Vrucht met een zestandigen kelk en een normale vrucht uit het midden van de inflorescentie van V 52; 2 dubbele vrucht met tientandigen kelk en een normale vrucht uit het midden van de inflorescentie van II 32.

rakteristiek orgaan is als het blad om individueel-typen te onderscheiden. De vorm van den vruchtkelk is in vele van de bestudeerde clans, behoudens kleine variaties, phaenotypisch constant gebleven.

Volkomen analoog met het blad bestaat voor den vruchtkelk een individueeie variatie, maar de zône van  $\pm$  gelijkvormige vruchten is veel uitgebreider dan de zône van vergeeijkbare bladeren, althans bij krachtig ontwikkelde, rijk vruchtdragende exemplaren, en de gelijkvormigheid meestal grooter. De eerste vruchten van een inflorescentie zijn in

den regel (bij forsche exemplaren altijd) wat weelderiger ontwikkeld. Bij de eerste vrucht wordt de kelkzoom abnormaal breed en vertoont niet zelden anomalien, onregelmatigheden in de betanding. Monstreuze vruchten, relatief zeldzaam, zitten bij voorkeur aan het begin van de inflorescentie. Zie fig. 32. De laatste vruchten van een inflorescentie zijn gewoonlijk zeer armelijk ontwikkeld, waardoor de karakteristieke kenmerken van den volgroeiden kelk minder duidelijk uitkomen.

Phaenotypen met volkomen zittende vruchten zijn zeldzaam. De clans van stamgroep VI hebben daarvan voorbeelden opgeleverd. Maar zelfs bij exemplaren, welke als de beste specimina voor zittende vruchten konden gelden, is de eerste vrucht nog slechts bij uitzondering volmaakt zittend. Veelal valt bij nauwkeuriger beschouwing wel een minimaal klein steeltje van  $\pm 1$  mm. waar te nemen. Omgekeerd kunnen bij phaenotypen met gesteelde vruchten, waartoe o. a. alle clans van stamgroep II zijn te rekenen, de laatste vruchten van een inflorescentie volkomen zittend zijn. De eerste vruchten zijn altijd het langst gesteelde. De langst-gesteelde vormen werden waargenomen in clan II 1a. In een derde generatie van deze stamplant (II 1a 356—2 F<sub>3</sub>) varieerde de steellengte van 0.5 tot 1.0 cm. In extreme gevallen zijn typen met gesteelde en ongesteelde vruchten gemakkelijk te onderscheiden. De kulturen van LEJEUNE bestonden vermoedelijk uit vormen met duidelijk gesteelde vruchten (zie p. 180) zooals II 1a, c. a. Tusschenvormen laten zich niet groepeeren.

Ter vergelijking van individueel-typen, generaties en clans werden de eerste en de laatste vruchten van de inflorescentie buiten beschouwing gelaten. Per exemplaar werd een grootere of kleinere reeks vruchten gekozen ongeveer uit het midden van de hoofd-inflorescentie <sup>1)</sup>. De vergelijkbare zône is bij inspectie gegeven. Op het oog laat zich vrij goed een deel van de inflorescentie schatten, waarin de vruchtkelk ten naaste bij een constanten vorm heeft. Het spreekt van zelf, dat deze zône grooter of kleiner zal zijn, naarmate de plant meer of minder krachtig ontwikkeld is. *Agrestis*-modificaties produceeren niet meer dan 10 of 12 gezette vruchten. Op weelderige exemplaren werden er wel eens 300 geteld! Het aantal vergelijkbare vruchten van de hoofd-

<sup>1)</sup> Onder hoofdinflorescentie wordt verstaan, de inflorescentie, die het verlengde van den stengel vormt. De hoofdas sluit volgens SIM-JENSEN (1901, p. 12) met een terminale bloem af; het is de eerste tak, die de hoofdas schijnbaar voortzet.

inflorescentie varieert van 4 à 5 tot ca. 20, in exceptioneele gevallen kunnen 25 tot 30 uniforme vruchten worden aangetroffen.

Statistische gegevens werden niet verzameld en voor een orienteerend onderzoek niet noodzakelijk geacht. De verschillenkenmerken tusschen enkele vruchttypen bleken vaak zóó karakteristiek, dat een documentatie in cijfers wel bijna overbodig moest schijnen. Een nauwkeuriger onderzoek van sterk op elkaar gelijkende vormen zou statistische gegevens noodzakelijk maken <sup>1)</sup>.

Teneinde de resultaten van de directe waarneming niet verloren te doen gaan, werden teekeningen en foto's gemaakt van afgesneden vruchten. De stamgroepen van 1922 gaven reeds terstond een groote verscheidenheid van kelkvormen te zien. De vruchttypen van ca 250 exemplaren uit deze groepen werden als vergelijkingsmateriaal gefotografeerd. Een voordeel is ook, dat de droge vruchten langen tijd bewaard kunnen worden en overeenkomst of verschil tusschen opeenvolgende generaties aan de origineele objecten kan worden gecontrôleerd.

Ter documentatie van den vruchtvorm in de clans zijn voor iedere generatie een aantal individuen als representanten van variatie uitgezocht, waarvan het aspect voor een aantal middenvruchten fotografisch is vastgelegd. Op deze wijze kon de waarneming in beeld worden gebracht en eenig inzicht worden verkregen in het constante of variabele karakter van den kelkvorm in diverse clans. Het spreekt van zelf, dat alle teekeningen en foto's niet in dit bestek kunnen worden gereproduceerd. Er zal gewezen worden op slechts enkele vruchtelkelk-typen, meer speciaal van op bladvorm onderzochte clans, terwijl de illustratie beperkt zal moeten blijven tot enkele voor de beoordeeling noodzakelijke afbeeldingen.

Voor een korte aanduiding van bepaalde kelkvormen, welke zich in den loop van het onderzoek lieten onderscheiden, is het wenschelijk enkele kelm-typen namen te geven.

In figuur 33 zijn een vijftal kelkvormen afgebeeld op ware grootte, van terzijde en van boven gezien. Het zijn geen geschematiseerde teekeningen, maar natuurgetrouwe schetsen, waarvan de karakteristieke lijnen met behulp van het teekenprisma getrokken werden. Deze kelm-typen behooren tot op bladvorm onderzochte clans en stellen midden-

<sup>1)</sup> Metingen ter bepaling van het kelmtype zijn niet op eenvoudige wijze uit te voeren. Afgezien van de moeilijkheden, die zich voordoen bij het orienteeren van de vruchten in een meetschema, moeten ter vergelijking van typische vormverhoudingen, verscheidene maten per vrucht bepaald worden.

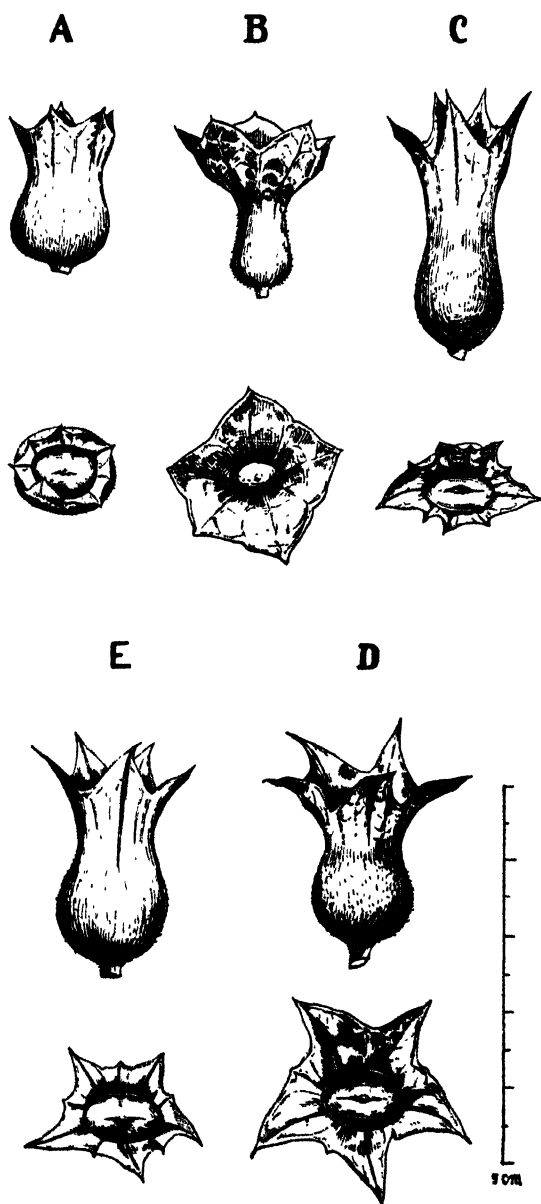


FIG. 33. Kelk-typen op ware grootte: A *brevicalyx*, B *crateriformis*, C *longicalyx*, D *patens*, E *vulgaris*.

vruchten voor van gemiddelde vormen, die voor bepaalde clans of groepen van clans karakteristiek zijn gebleken. Korte beschrijving:

A. *brevicalyx* — dikke gezwollen vrucht; kelkzoom relatief kort met stompe tanden, rechtopstaand, meestal niet breeder dan het buikig gezwollen kelkdeel; verhouding lengte: dikte =  $\pm 1\frac{1}{2} : 1$ .

B. *crateriformis* — weinig gezwollen min of meer langwerpige vrucht; kelkzoom breed, komvormig uitgegroeid met stompe tanden, breeder dan het gezwollen kelkdeel; verhouding lengte : dikte =  $\pm 2\frac{1}{2} : 1$ .

C. *longicalyx* — weinig gezwollen langwerpige vrucht; kelkzoom buisvormig uitgegroeid, voorzien van lange spitse tanden; verhouding lengte : dikte =  $\pm 3 : 1$ .

D. *patens* — dikke gezwollen vrucht; kelkzoom breed, trechtervormig met zijwaarts afgebogen spitse tanden, breeder dan het buikig gezwollen kelkdeel; verhouding lengte : dikte =  $\pm 2 : 1$ .

E. *vulgaris* — dikke gezwollen vrucht; kelkzoom breed, maar weinig of althans veel minder sterk afgebogen spitse kelktanden; verhouding lengte : dikte =  $\pm 2 : 1$ .

Deze kelktypen, of daarop sterk gelijkende vormen, zijn phaenotypisch in meerderen of minderen graad van eenvormigheid vererfbaar. Indien de tandvorm als basis van indeeling wordt genomen, laten deze typen zich in twee groepen rangschikken. A en B vormen de groep der stomptandigen of *obtusae*, C, D en E de groep der spitstandigen of *acutae*. Deze indeeling dekt in grove trekken een soortgelijke indeeling, welke men voor bladvorm-typen zou kunnen maken. De „breedbladigen” hebben in het algemeen een stomperen minder lang gerekten bladtop dan de „smalbladigen”, zie fig. 19 en 21. De breedbladige phaenotypen nu, zooals die van stamgroep VI, hebben vruchten van het type *brevicalyx*, of sterk daarop gelijkende vormen; de smalbladige phaenotypen daarentegen, zooals die van stamgroep II, vruchten van de typen der *acutae*. Evenmin als voor den bladvorm zijn beide groepen scherp gescheiden categorieën, want de grenzen tusschen duidelijk te onderscheiden phaenotypen worden door overgangsvormen weer vervaagd.

De vruchtvormen zullen nu voor de onderzochte clans in dezelfde volgorde behandeld worden, waarin de bladvorm besproken werd.

Het type *brevicalyx* kenmerkte de geheele stamgroep VI even goed als het breede blad. Volkomen homogeen was het aspect van de uitgebloeide planten met betrekking tot den vruchtvorm nog niet, in zoo verre eeni-

ge variatie bleek te bestaan in de lengte van den kelkzoom. Het „type” bleef evenwel steeds herkenbaar en spitstandige kelkvormen kwamen

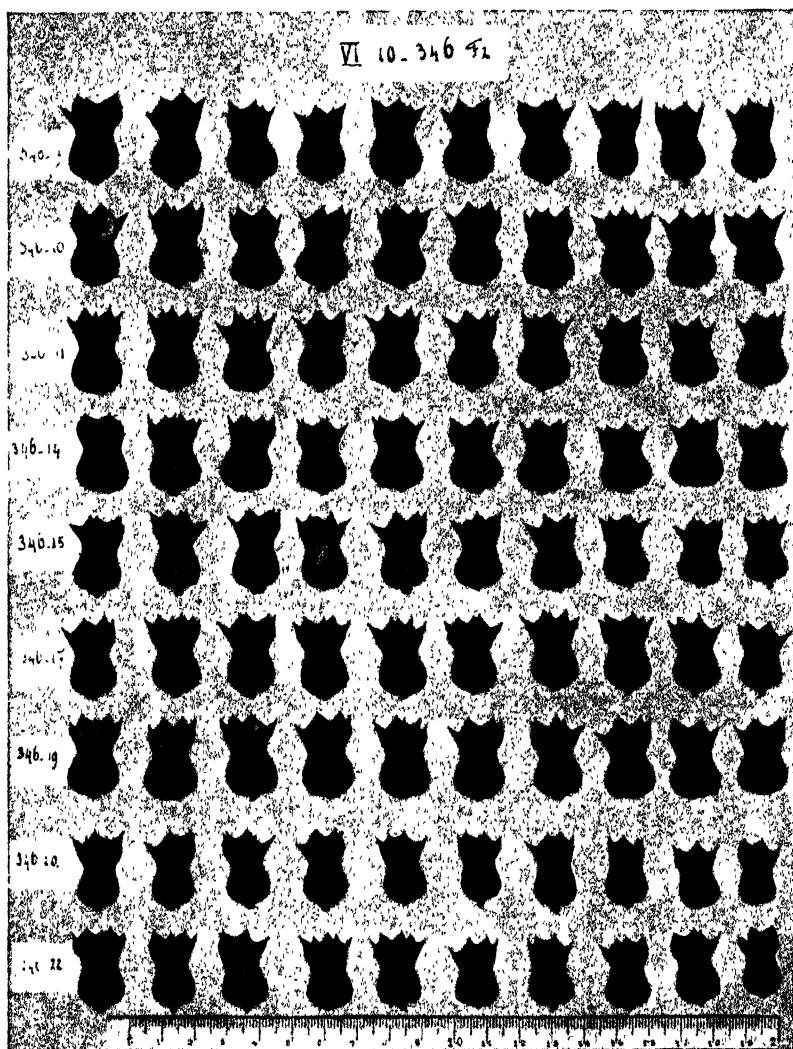


FIG. 34. Gedeelte uit de  $F_2$ -generatie van VI 10—246; type: *brevicalyx*.

daar niet in voor. Voor een drietal clans VI 10, 5a en 4 werd een breedbladig bladtype vastgesteld (zie pag. 257) en volkomen daarmee analoog



bleek het vruchttype *brevicalyx* met slechts geringe variaties erfelijk.

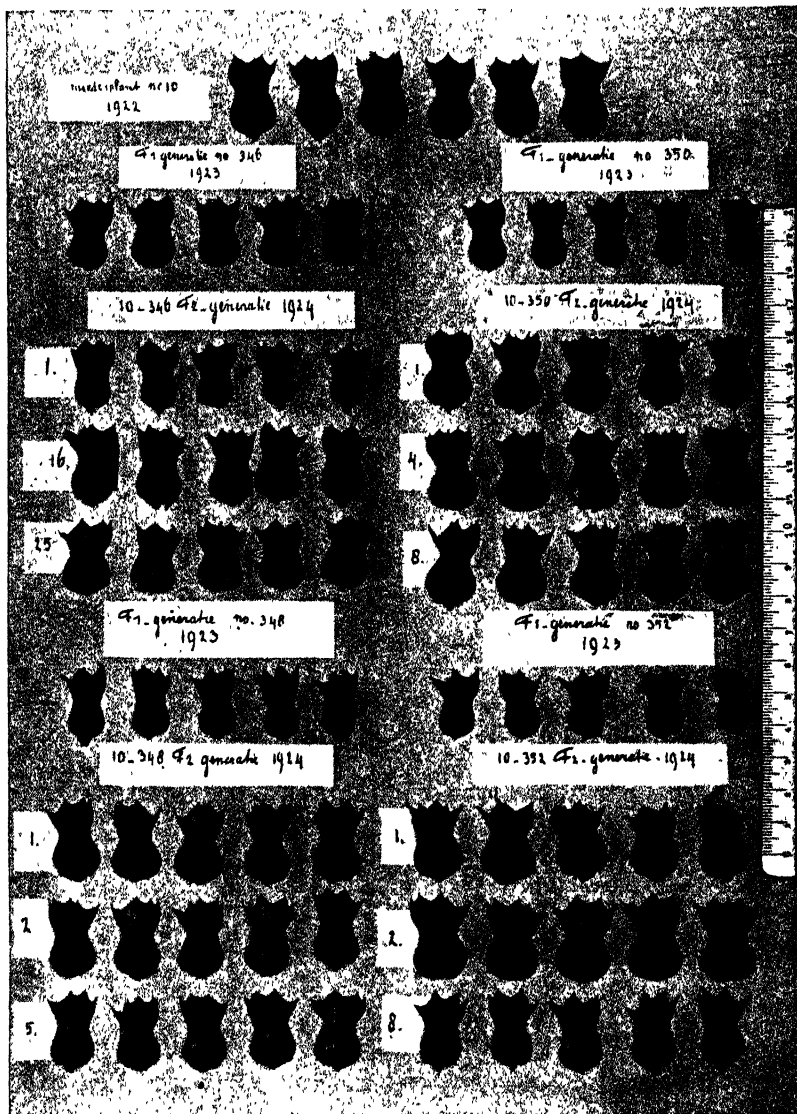


FIG. 35. Overzicht voor een gedeelte van clan VI 10 niger; type: *brevicalyx*.

Het aspect voor elke volgende generatie was met betrekking tot den

kelkvorm buitengewoon homogeen en de gelijkenis der afzonderlijke

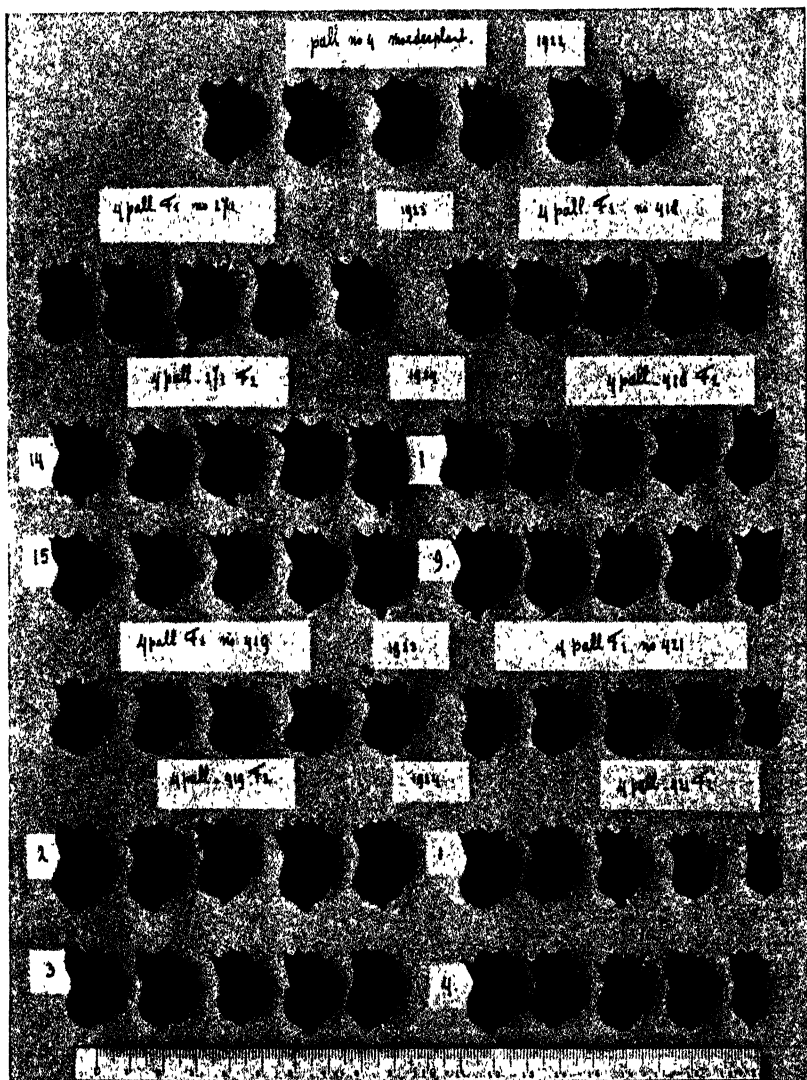


FIG. 36. Overzicht van een gedeelte van clan VI 4 *pallidus*; type: *brevicalyx*.

clans zóó groot, dat fijnere onderscheidingen, althans op het oog, niet waren te maken. Het type is niet alleen geconstateerd voor de drie ge-

noemde clans, maar in de nakomelingschap van alle stamplanten uit stamgroep VI, onverschillig of dit *pallidus*-, *medius*-, of *niger*-phaenotypen waren. De stamplanten VI 10 en 5a waren zuivere *niger*-vormen; VI 4, 3a, 3b, 3c, 3d, 3e en 3f zuivere *pallidus*-vormen; VI 5b, 8, 9 en 11 spontane *medius*-bastaarden, welke alle in hun nakomelingschap het kelktype *brevicalyx* met groote mate van homogeniteit hebben vererfd. Clan VI 10 *niger* is thans reeds voortgekweekt tot de vierde generatie en bezit nog steeds het blad-type en kelk-type van de moederplant.

Uit de foto's, die deze waarnemingen documenteeren, wordt hier ter illustratie een greep gedaan uit clan VI 10 *niger* en VI 4 *pallidus*. Om de homogeniteit van een generatie te illustreeren is in fig. 34 een gedeelte van een  $F_2$ -generatie gereproduceerd; per exemplaar werden 10 middenvruchten gefotografeerd. De afbeelding van een grooter aantal exemplaren zou geen grootere variatie te zien geven, noch voor het individu, noch voor de generatie. Deze foto uit VI 10—346  $F_2$  zou even goed kunnen dienen om de geringe variabiliteit te demonstreeren in een andere generatie van de clan, of zelfs uit een andere clan van stamgroep VI genomen kunnen zijn. Een beeld, waaruit men eenigszins den indruk kan krijgen van de eenvormigheid in kelktype bij de verschillende generaties van dezelfde clan, geeft de overzichtsfoto in fig. 35. Dit overzichtsbild voor een gedeelte van de clan is samengesteld als volgt: een zestal vruchten van de oorspronkelijke stamplant VI 10, een vijftal vruchten van 4 exemplaren uit de  $F_1$ -generatie (nos. 346, 350, 348 en 352) en uit de daarbij behorende  $F_2$ -zuster generaties een vijftal vruchten telkens van 3 exemplaren. Er zijn meerdere generaties onderzocht (evenals voor den bladvorm) welke door plaatsgebrek niet in het overzicht konden worden opgenomen. Wanneer men in fig. 35 de vruchten van de  $F_2$ -generaties met die van de stamplant vergelijkt, spreekt de phaenotypische gelijkheid verder voor zich zelf.

Hiernaast is clan VI 5a te stellen, eveneens een *niger*-phaenotype, waarvan de illustratie wegens het identieke beeld achterwege kan blijven. Om evenwel te laten zien, dat het *pallidus*-phaenotype hetzelfde vruchttype bezit is in fig. 36 een overzichtsfoto gegeven van een gedeelte uit de clan VI 4 *pallidus*. De samenstelling van dit overzicht behoeft na de uiteenzetting bij VI 10 geen nadere verklaring, het schrift is op de afbeelding voldoende leesbaar. De figuren 35 en 36 mogen voldoende zijn om de phaenotypische overeenkomst tusschen *pallidus*- en *niger*-phaenotypen in de clans van stamgroep VI met betrekking tot

den vruchtvorm aan te toonen. De splitsende  $F_2$ -generaties van de *me-*

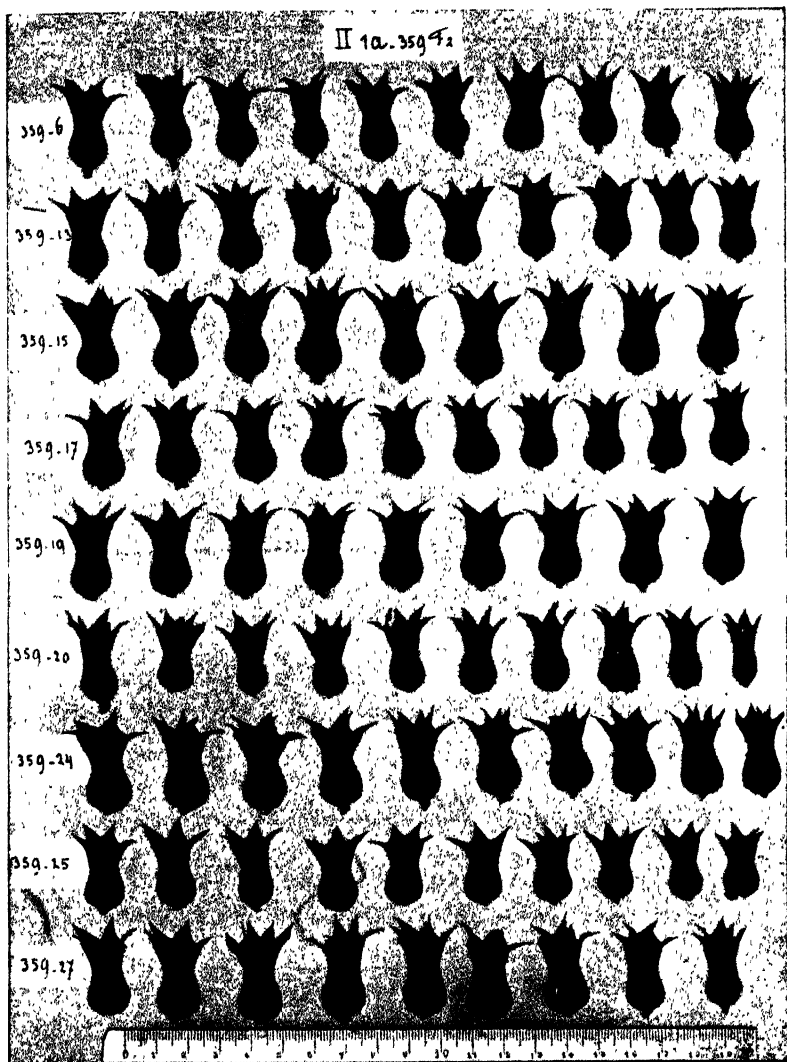


FIG. 37. Gedeelte uit de  $F_2$ -generatie van II 1a—359; type: *vulgaris*.

*dius*-vormen geven voor *pallidus*, *medius* en *niger* volkomen hetzelfde

beeld, hetgeen bij de bestaande overeenkomst tusschen *pallidus* en *niger* geen verwondering kan wekken.

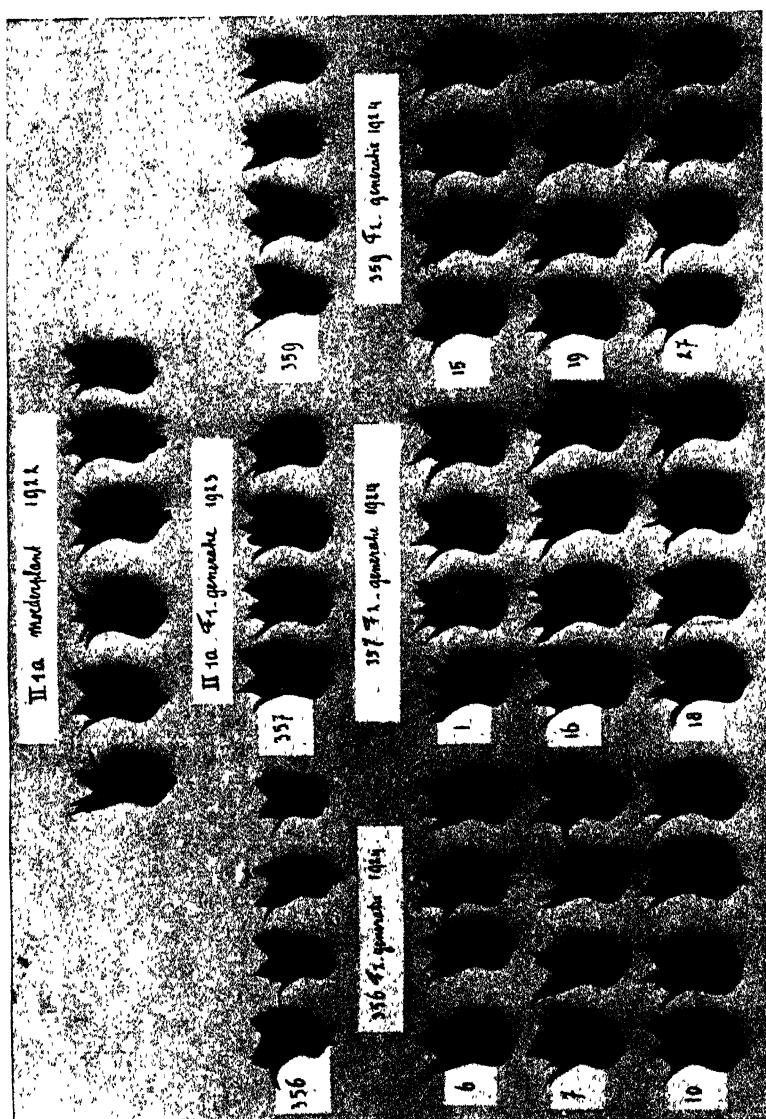


Fig. 38. Overzicht voor een gedeelte van clan II 1a; type: *vulgaris*.

Tegenover het type *brevicalyx* van de breedbladige clans van stam-

groep VI staan de vruchttypen van de smalbladige clans van stamgroep II. Voor den bladvorm werd tusschen de clans van beide stamgroepen een genotypisch verschil geconstateerd. Bij VI hebben de clans een breedbladig type, bij II bestaan meerdere in elkaar overgaande typen, te samen evenwel als smal- en spitsbladige typen te karakteriseeren. De bestudeering van de vruchtkelkvormen leidde tot een volkomen analoog resultaat. Het kelktype van VI is phaenotypisch uniform (*brevicalyx*); de kelktypen van II zijn niet aan elkaar gelijk en de verschillende clans varieeren met meerdere of mindere mate van homoge-

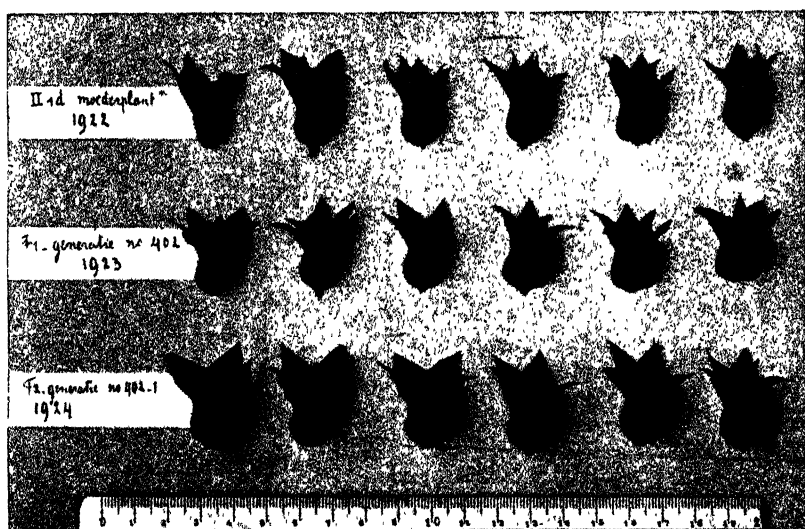


FIG. 39. Overzicht voor II 1d; type: *patens*.

niteit tusschen *vulgaris* en *patens*. Ze zijn evenwel alle gekarakteriseerd door langere vruchten en spitse kelktanden.

De smalstbladige clan II 1a bleek met betrekking tot den kelkvorm eveneens in hooge mate phaenotypisch constant, overeenkomend met het type *vulgaris*. Een illustratie voor de individueele variatie en de geringe verscheidenheid in een generatie wordt gegeven door fig. 37, waarin de middenvruchten van een aantal exemplaren uit II 1a—359  $F_2$  bijeen zijn gebracht. Als monster voor het aspect van de clan kan fig. 38 dienen, waaruit de overeenkomst van de  $F_2$ -generaties met de stamplant voldoende duidelijk blijkt.

Ongeveer tot hetzelfde kelktype behoort clan II 7, maar de variaties van vruchtkelk zijn grooter dan die van clan II 1a. In de  $F_1$ -, zoowel als in de  $F_2$ -generaties komen overgangsvormen voor naar het type *patens*.

Het type *patens* is karakteristiek voor de clans II 1c, 1d en 1e, maar bleef het zuiverst bewaard in II 1d en II 1e; (zie fig. 39: een beknopt overzicht voor II 1d). De clan II 1e gaf overgangsvormen naar het type *vulgaris*.

Er zouden aan de kelktypen *vulgaris* en *patens* nog vele andere vormen, daarmee in meerdere of mindere mate overeenkomstig, zijn toe te voegen. Enkele van deze afwijkende vormen uit stamgroep II zijn nog een of twee generaties verder voortgekweekt, waaruit bleek, dat minitieuze verschillen bij zelfbestuiving ten deele blijven bestaan in de nakomelingschap. Een paar van deze vormen moeten hier bij wijze van voorbeeld genoemd worden: het type *torsidentatus*, van clan II 37, het

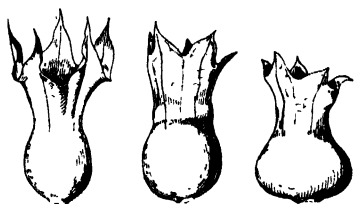


FIG. 40. Van links naar rechts vrucht van de stamplanten II 37, type *torsidentatus*; II 32, type *annulatus*, II 26, type *pachyfructus*

type *annulatus* van clan II 32 en het type *pachyfructus* van clan II 26; zie fig. 40.

Het eerstgenoemde type heeft lange getordeerde of gegolfde kelk-slippen; het tweede een vernauwing van den kelk om het verharde vruchtdekseltje, waardoor uitwendig a. h. w. een ringvormige verdikking in den hals van den kelk ontstaat; het derde sterk basaalwaarts

verbreede vruchten. Deze drie typen zijn ten deele vererfbaar gebleken bij genoemde stamplanten. Een constante vererving had niet plaats en de karakteristieke kenmerken traden slechts bij een deel van de  $F_1$ -generaties op. Het is niet onwaarschijnlijk dat deze en dergelijke vormen aan modificatie-invloeden moeten worden toegeschreven. Voor het type *pachyfructus* is die veronderstelling te gronden op het totale verdwijnen van dit type in een  $F_2$ -generatie om plaats te maken voor het gewone *vulgaris*-type.

De stamgroepen III en V vertoonden een groote verscheidenheid van vruchttypen; zoowel *brevicalyx* als *longicalyx* waren daarin vertegenwoordigd (zie fig. 8 pag. 211). De clans III 2a, 2b en 2c bezaten een overeenkomstig bladtype, maar vruchttypen, welke ongeveer het midden hielden tusschen *brevicalyx* en *vulgaris*. De variaties waren

grooter dan in de clan van stamgroep VI bij het type *brevicalyx*.

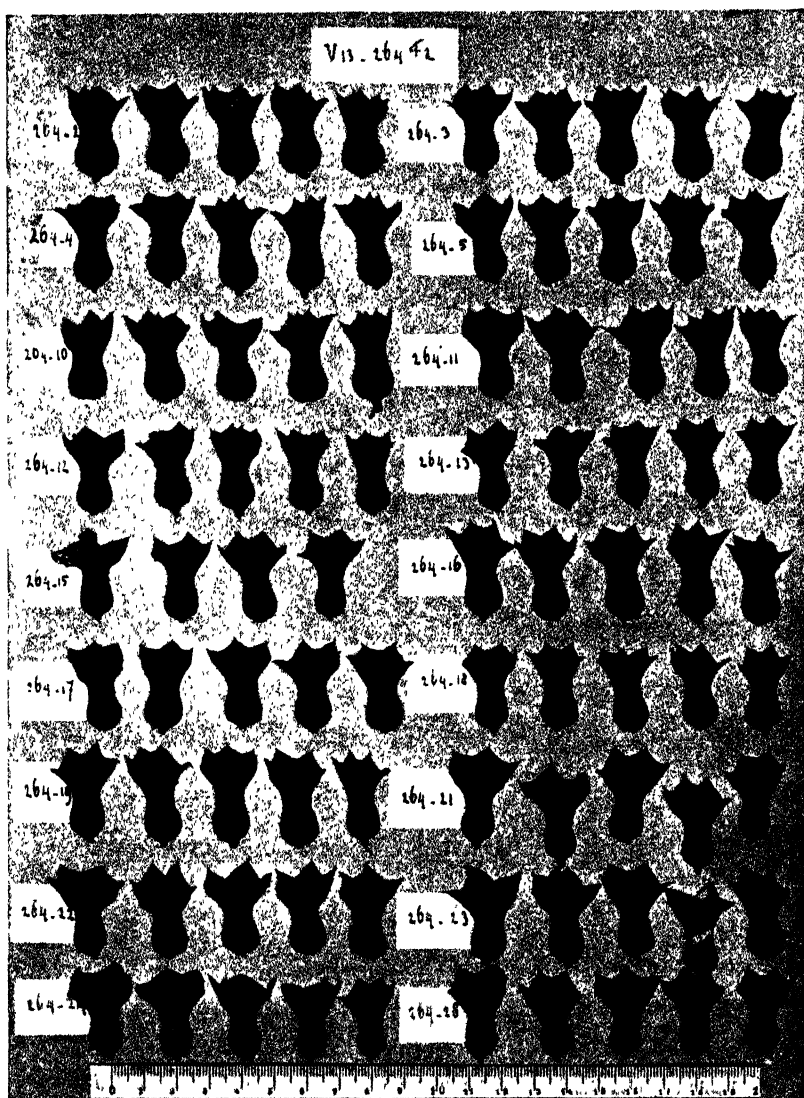


FIG. 41. Gedeelte uit de  $F_2$ -generatie van V13—264; type: *crateriformis*.

III 2c—328  $F_2$  gaf echter een vrij constant éénvormig kelktype, langwerpig met buisvormigen kelkzoom en relatief korte tanden.



De clan V 13 had een zeer constant en sterk afwijkend kelktype: *crateriformis*. Fig. 41 geeft een beeld van de geringe variatie in een  $F_2$ -

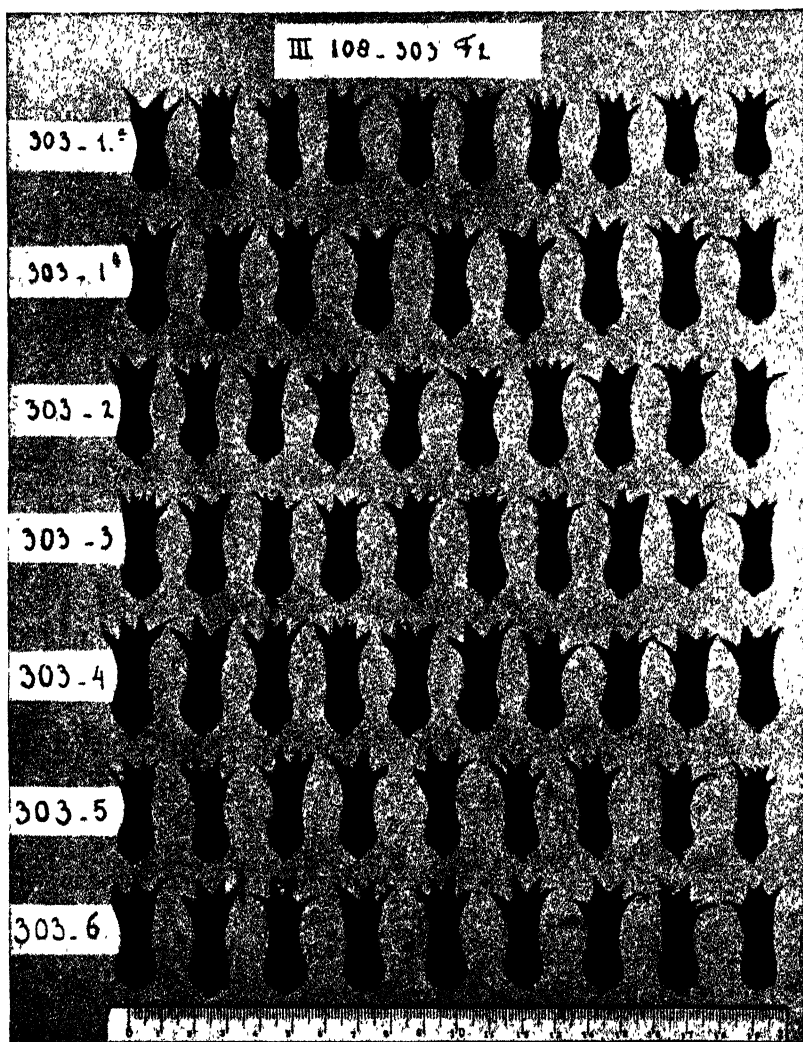


FIG. 42. Gedcelte uit de  $F_2$ -generatie van III 108—303; type: *longicalyx*.

generatie. De komvormig verbreedte kelkzoom geeft aan dit type een opvallend voorkomen. Bij de eerste vruchten van een inflorescentie is

de zoom nog veel breeder en als een vlakke schotel uitgespreid met zeer stompe, soms nauwelijks waarneembare tanden.

Een ander uiterste gaf clan III 108 te zien. Het is de vorm met het smalst „ingeschreven blad”, die het langste kelktype opleverde, tevens gekarakteriseerd door lange spitse tanden. Fig. 42 geeft een beeld van de geringe variatie in een  $F_2$ -generatie van dit type *longicalyx*, fig. 43 een overzicht voor moederplant en een plant uit  $F_1$  en  $F_2$ .

De tot hiertoe behandelde gevallen wijzen op een correlatief ver-

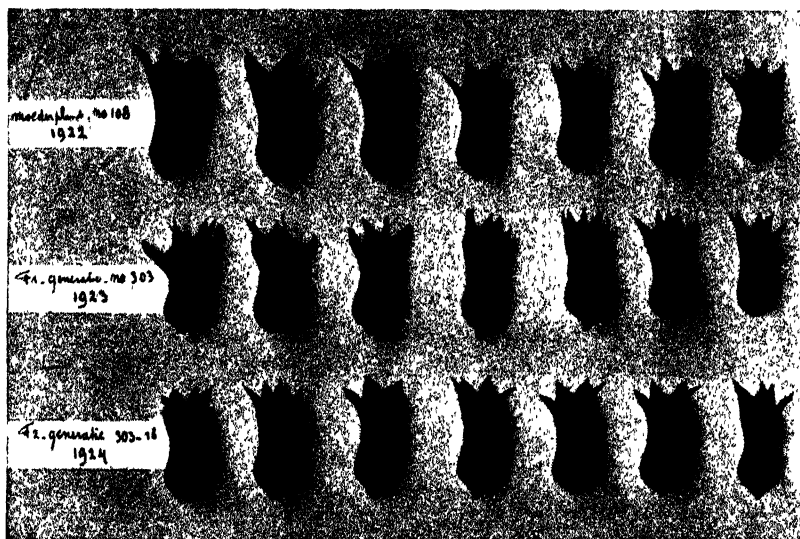


FIG. 43. Overzicht voor III 108; type: *longicalyx*.

band tusschen blad- en vruchtvorm. Het sterkst komt deze correlatie uit als men de clans van stamgroep VI met die van stamgroep II vergelijkt. De korte stompere kelktanden van VI tegenover de spitsere tanden van stamgroep II, alsmede het verschil in lengte-dikte verhouding, vinden in de bladkenmerken een verklaarbaar analogon. Toch is die correlatie niet altijd aanwezig of phaenotypisch waarneembaar. In de eerste plaats kan hier gewezen worden op de kelkvormen van phaenotypen met edentate bladeren. De kelkvorm van clan XVII, de Tessel-sche vorm (zie fig. 10, p. 213) behoort tot de lange kelktypen, als *longicalyx*, maar heeft minder lange tanden, hoewel spitsere dan van het type *brevicalyx*.

Het type is zeer constant, fig. 44 geeft een overzicht van de vruchten der oorspronkelijke moederplant (het Tesselsche exemplaar), van een plant uit de  $F_1$ , en van twee exemplaren uit een  $F_2$ -generatie.

Merkwaardig is ook in dit verband op te merken, dat bij alle edentate exemplaren de kelkvorm ongewijzigd blijft, onverschillig of het edentate type een zuivere modificatie, dan wel een erfelijk gewijzigde vorm

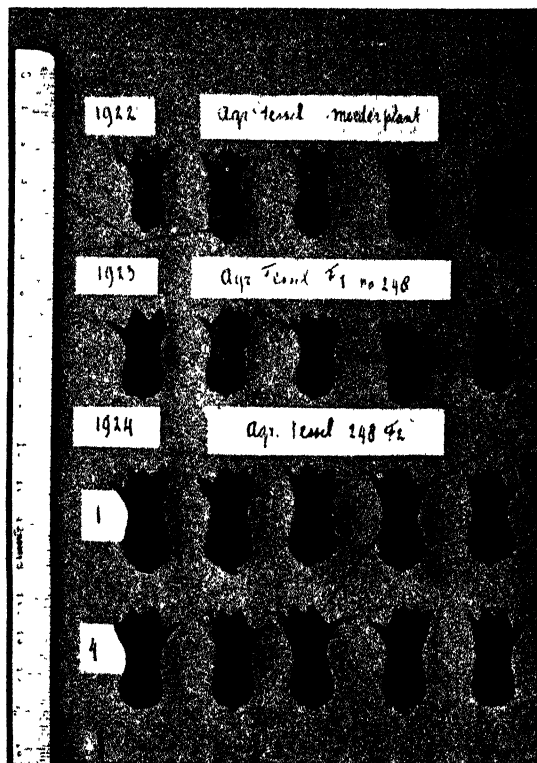


FIG. 44. Overzicht voor clan XVII.

is (zie pag. 267). Voorbeelden van het eerste geval zijn o. a. II 1c—498 en 499, vruchttype: *patens*; II 26—386, 634, 635, 636, 637 en 638, vruchttypen van de groep *acutae*. Een voorbeeld van het tweede geval geeft II 1e—367  $F_2$  no. 1 en nakomelingen, (zie fig. 25, pag. 268), vruchttype: *patens* tot *vulgaris*. Indien dus een correlatie tusschen de betanding van den vruchtkelk en het blad aanwezig is, blijft deze door

de bladwijziging onzichtbaar. Eenigszins in tegenspraak met een verband tusschen den vorm der tanden bij blad en vruchtkelk zijn waarnemingen bij andere stamgroepen gedaan: individueel-typen met diep ingesneden bladeren en spitse tanden kunnen vruchten bezitten met stompe, korte kelktanden. Een paar van de sprekendste voorbeelden gaven de stamgroepen LXVII Marseille en LXXV Parijs, voor den bladvorm vergelijkbaar met clan III 108.

De vrucht daarentegen had geheel het type *brevicalyx*. Zie fig. 45. Stamgroep LIX Warschau was langbladig als stamgroep II, de vruchtkelk was kort met stompe kelktanden als van clan VI 10.

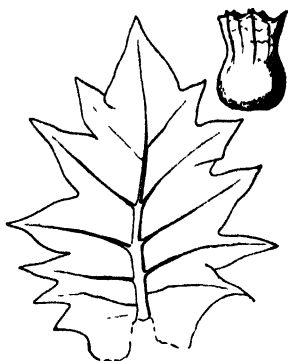


FIG. 45. Blad en vrucht van een exemplaar uit stamgroep LXXV Parijs.

De meermalen genoemde kruising van II 7 *niger* en VI 4 *pallidus* levert met betrekking tot den bladvorm een intermediair type, met een variatiereeks van breed- tot smalbladig, die ongeveer tot de middenwaarden der beide ondergroepen reikt. Met betrekking tot den vruchtvorm geeft de  $F_2$ -generatie voor verreweg het grootste deel een vruchttype te zien, dat het midden houdt tusschen den vruchtvorm van de beide ouders; de extreme afwijkingen doen variaties van kelktanden zien, stomp  $\pm$  als VI 4, spits  $\pm$  als II 7. De verdeling van extremen en gemiddelden vorm is analoog aan hetgeen voor den bladvorm werd geconstateerd. De kelktypen van de *pallidus*-vormen zijn niet bij voorkeur stomptandig, noch die van de *niger*-vormen spitstandig. In figuur 46 zijn de vruchten van de vader- en moederplant, te samen met eenige uitgezochte extreme vruchttypen van de  $F_2$ -generatie gefotografeerd; deze typen werden gerangschikt naar *pallidus*, *medius* en *niger*. Hieruit ziet men dat de extremen in elk dezer rubrieken te vinden zijn. Vergelijkt men alleen de *pallidus*-en de *niger*-rubriek dan blijkt, dat de nos. 91 en 13 spitstandig  $\pm$  als II 7, nos. 27 en 32 stomptandig  $\pm$  als VI 4 zijn. Hieruit volgt conform met de bladmetingen, dat ontbreken of aanwezig zijn van anthocyaan niet aan den vruchtvorm gebonden is. Worden enkele extreme bladtypen uitgezocht en beschouwd in verband met den kelkvorm, dan blijkt, dat breedbladigheid en smalbladigheid beide te combineren zijn met spitstandige zoowel als stomp-

tandige kelkvormen. Onderstaand tabelletje geeft enkele, uit de gegevens van  $7 \times 4$ —268  $F_2$  gezochte, extreme combinaties:

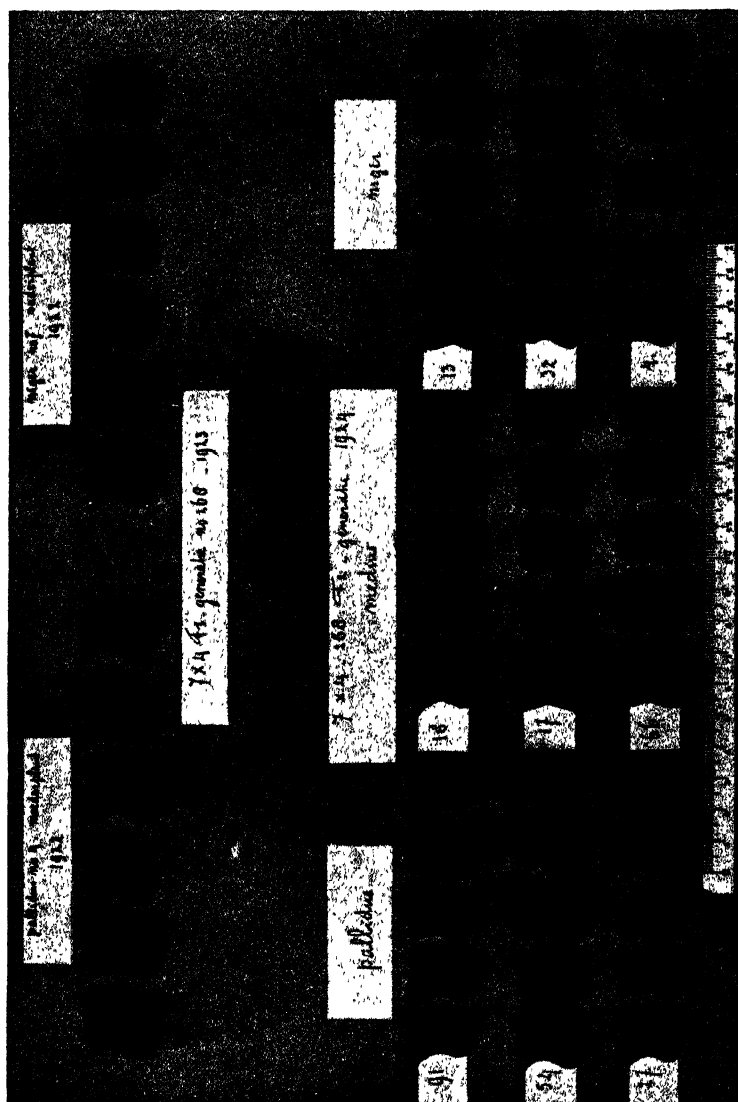


Fig. 46<sup>1)</sup>. Overzicht voor extreme kelktypen in II 7  $\times$  VI 4—268  $F_2$ .

<sup>1)</sup> Bij vergissing zijn in de bovenste rij twee verkeerde etiketten mee gefotografeerd: links moet staan: II 7 *niger* moederplant, rechts VI 4 *pallidus* vaderplant.

no. 80 breed-

bladig  $L : B = 1.17$ ;  $L : b = 1.95$ ; verschil 0.78; spitse kelktanden

no. 13 smal-

bladig  $L : B = 1.41$ ;  $L : b = 1.99$ ; verschil 0.68; spitse ..

no. 14 breed-

bladig  $L : B = 1.43$ ;  $L : b = 1.77$ ; verschil 0.63; stompe ,,

no. 27 smal-

bladig  $L : B = 1.43$ ;  $L : b = 2.43$ ; verschil 1.00; stompe ,,

Hieruit valt af te leiden, dat de correlatie tusschen kelkvorm en bladvorm, meer speciaal met betrekking tot de betanding niet absoluut is. Blijkens waarnemingen in  $F_3$ -generaties wordt de kelkvorm van extreme vormen niet direkt constant, maar blijft een groote mate van variabiliteit heerschen. Voor nauwkeuriger onderzoek zullen statistische bepalingen noodig zijn, aangezien in de  $F_2$ -generaties geen scherp gescheiden categorieën zijn te maken. De analogie met den bladvorm van deze bastaard-clan wettigt voor deze voorloopige onderzoeken de conclusie, dat de kelkvorm van meervoudig heterozygote combinaties afhankelijk moet zijn.

Uit het gedrag van de clans uit stamgroep VI en stamgroep II volgt, dat de grootere diversiteit bij de laatsten met betrekking tot den bladvorm, een analoon heeft met betrekking tot den vruchtvorm.

## TIENDE HOOFDSTUK

### OVER HET ALKALOÏDE-GEHALTE

De leidende gedachte voor dit alkaloïde-onderzoek is ontleend aan de overweging, dat het natuurlijke voorkomen van alkaloïden in een plant tot de soortskennmerken behoort en diensgevolge mede van de genotypische samenstelling afhankelijk moet zijn.

Alkaloïden komen in verschillende families voor. De Solanaceae omvatten een groot aantal alkaloïdehoudende soorten, welke tot verschillende geslachten behooren: *Atropa*, *Mandragora*, *Datura*, *Hyoscyamus*, *Scopolia* bevatten alle hyoscyamine of daarmee verwante alkaloïden. Afgezien van den aard der alkaloïden is het totaal-gehalte verschillend niet alleen voor de geslachten, maar ook voor de soorten van hetzelfde geslacht. *H. muticus* bevat volgens opgaven in de literatuur (GADAMER 1898, p. 704; DUNSTAN 1899, Nr. 5; DUNSTAN and BROWN 1900, p. 207) minstens tienmaal meer alkaloïde dan *H. niger*. Ook *H. reticulatus* zou meer alkaloïde bezitten dan *H. niger*. Het Bilzenkruid behoort wel tot de alkaloïd-armste soorten van het geslacht *Hyoscyamus*. De opgaven over het gehalte van *H. niger* schommelen tusschen 0.0196 % en 0.290 %. Onderzoekingen naar het partieele gehalte van verschillende organen zijn fragmentarisch en los van het totaal-gehalte van de plant. Het eenige feit, dat uit gepubliceerde cijfers valt af te leiden, is, dat de wortel een hooger alkaloïde-gehalte heeft dan de bladeren. Voor samenvatting van gegevens, zie TSCHIRCH (1921, p. 282—294).

Het is niet onlogisch te veronderstellen, dat bij vormen behorende tot een kruisingsgemeenschap verschil in alkaloïde-gehalte zou bestaan, niet slechts door variatie (milieu-invloeden), maar ook als direct gevolg van diversiteit (genotypische constitutie). Het doel van het hiervolgende quantitatieve onderzoek was dus in de eerste plaats gericht op het zoeken naar verband tusschen alkaloïde-gehalte en genotypische con-

stitutie, in de tweede plaats tusschen alkaloïde-gehalte en phaenotype.

SIEVERS (1914, p. 97; 1916, p.193) heeft getracht door selectie verbetering te brengen in het alkaloïde-gehalte van *Atropa Belladonna* voor handelsdoeleinden. In zijn alkaloïde-bepalingen zijn wel aanwijzingen te vinden voor verschillen van genotypischen aard, maar het gehalte is zeer wisselend met den leeftijd van de plant. Het alkaloïde-percentage van de bladeren voor een vijftigtal planten, op verschillende tijden bepaald, bleek veranderlijk te zijn met den ouderdom, maar bovendien nog aan seizoensinvloeden onderhevig. De seizoenspercentages der individuen varieerden van  $\pm 0.30\%$  tot  $0.750\%$ .

Het zijn de modificatie-mogelijkheden, die de selectie op gehalte moeilijk maken. A priori zijn over de modificeerbaarheid van het alkaloïde-gehalte geen veronderstellingen te maken; er kunnen enkele modificeerende invloeden worden aangewezen, waarvan bodemgesteldheid, licht en warmte wel de voornaamste zullen zijn. Algemeen heerscht de opvatting, dat het alkaloïde-gehalte verhoogd kan worden door bemesting (zie hoofdstuk III). Licht en warmte beïnvloeden het alkaloïde-gehalte van bepaalde organen, zooals voor *Atropa Belladonna* meermalen werd aangetoond (o.a. RANSOM and HENDERSON 1912, GORIS et DELUARD 1922, p. 74). De wijzigingsmogelijkheden van het alkaloïde-gehalte kunnen echter niet onbegrensd zijn. Proeven over de variatie van het alkaloïde-gehalte bij *Atropa Belladonna* hebben RIPERT (1922) geleid tot de opvatting, dat het alkaloïde-gehalte een directe functie is van de levensverrichtingen (l'activité vitale) van de plant onder normale omstandigheden, en onderworpen aan de evenwichtstoestanden tusschen opname, verwerking en verbruik van voedingsstoffen. Men zou dus van een „normaal” alkaloïde-gehalte kunnen spreken, indien de milieu-omstandigheden steeds dezelfde bleven, en „normaal” genoemd konden worden. Strikt genomen is het alkaloïde-gehalte van een plant steeds normaal te noemen, als reactie-product van in- en uitwendige krachten. Het is voor deze beschouwingen van ondergeschikt belang welken rol het alkaloïde in het leven van de plant te vervullen heeft. Hetzij men het alkaloïde als afbrekingsprodukt van eiwitachtige lichamen, hetzij als synthetisch product of voedingsstof wil beschouwen, in de levende plant is het, in ieder stadium van ontwikkeling, voor elk orgaan, een functie van de levensverrichtingen, in laatste instantie door de constitutie gegeven.

Wanneer dus de kulturen op zoodanige wijze worden ingericht, dat



de milieu-invloeden voor te vergelijken groepen ongeveer gelijk zijn, (meer is bij de zorgvuldigste maatregelen niet te bereiken), dan is het alkaloïde-gehalte van gelijktijdig naast elkaar gekweekte vormen, althans voor een eerste oriëntatie, vergelijkbaar en te beschouwen als een phaenotypisch kenmerk, d. w. z. de reactie tusschen constitutie en de heerschende milieu-invloeden.

Het zou rationeel geweest zijn, indien dit onderzoek begonnen ware met individuele alkaloïde-bepalingen van groepen of vormen. *Atropa Belladonna* is voor zulk onderzoek een geschikter object dan *H. niger*. De *Belladonna*-plant heeft een veel hoger alkaloïde-gehalte en is meerjarig. Door deze eigenschappen wordt niet alleen een betere basis voor selectie geboden, maar kunnen de bepalingen van het alkaloïde-percentage vrij gemaakt worden van seizoensinvloeden. Deze directe weg is voor onderzoek van de eenjarige vormen van het Bilzenkruid afgesloten, omdat het gehalte zeer gering is en de hoeveelheid droog materiaal, welke een enkele plant oplevert, ontoereikend is voor betrouwbare bepalingen met de bestaande methoden van quantitatieve alkaloïd-analyse. Zelfs indien de mogelijkheid gegeven ware, blijft de omslachtige bewerking van het materiaal steeds een bezwaar om in korten tijd een groot aantal bepalingen te verrichten. Daarbij komt, dat men wel een individu opofferen kan voor een alkaloïde-bepaling, maar dan van een eventuele nakomelingschap moet afzien. Omgekeerd kan men wel voor een generatie het alkaloïde-gehalte bepalen, maar moet voor dit doel de moederplant sparen. Er moest dus een andere weg ter oriëntatie gevonden worden. De analyses werden niet voor afzonderlijke individuen, maar groepsgewijze verricht. Uit de verschillende stamgroepen en de  $F_1$ -generaties van de stamplanten werden gemiddelde monsters van individueel-typen samengesteld en de exemplaren daarvoor zóó gekozen, dat het monster als representant van de groep of generatie gelden kon voor het stadium van verzamelen. Het te bepalen gehalte werd daardoor een groepsgemiddelde. Individuele variatie wordt daardoor a. h. w. uitgeschakeld, maar indien diversiteit met betrekking tot het alkaloïde-gehalte mocht bestaan, zouden grove verschillen tusschen de stamgroepen, en tusschen de verschillende  $F_1$ -generaties van eenzelfde stamgroep, moeten blijken. Isolatie van constituties zou ook voor het alkaloïde-gehalte moeten leiden tot beperking der mogelijke combinaties. Wanneer er correlatief verband mocht bestaan tusschen phaenotypisch vererfbare kenmerken en alkaloïde-gehalte,

zou in het phaenotype tevens een gemakkelijk middel voor selectie gegeven zijn.

Dit betoog geldt evenzeer voor de afzonderlijke organen als voor de geheele plant. Elk willekeurig plantendeel moet in staat van evenwicht verkeereren met betrekking tot de in- en uitwendige krachten. Op de formatie, verdeeling, omzetting of verbruik van alkaloïde in het plantenlichaam mogen wisselende uitwendige factoren van grooten invloed zijn, de afzonderlijke organen, ook al verkeereren deze daarbij niet in dezelfde condities, zijn correlatief verbonden deelen van een geheel: het individu. Het is bekend, dat in plantendeelen met de meest intense levensverrichtingen ook het hoogste alkaloïde-gehalte wordt aangetroffen. Zoo kan dus ook het gehalte van afzonderlijke organen een functie van de constitutie zijn, m. a. w. zich gedragen als een phaenotypisch kenmerk. Wortels, stengels, bloeitoppen en bladeren werden afzonderlijk op alkaloïde-gehalte onderzocht, deels omdat de bestaande gegevens over de verdeeling van het alkaloïde in de plant fragmentarisch zijn, deels omdat uit partieele analyses gevolgtrekkingen in verband met genotype en phaenotype zouden kunnen voortvloeien.

Als vergelijkbaar stadium werd het begin van de bloeiperiode gekozen. Dit stadium is phaenotypisch goed herkenbaar en staat als optimum van alkaloïde-gehalte bekend (NYGÅRD volgens TSCHIRCH). Naar eigen ervaring valt vanaf het begin van den bloei meestal een daling van het alkaloïde-gehalte der wortels, stengels en bladeren te constateeren.

Terstond na monsternamen, werden wortels, stengels, bladeren en bloeitoppen, fijn gesneden of gehakt, afzonderlijk eenigen tijd op alcohol gezet. Deze partieele monsters werden op een waterbad bij 55°—60° C in uitdampschalen drooggedampt, vervolgens in een kalk-exsiccator gezet, totdat het gewicht constant geworden was (drooggewicht). Daarna werden de monsters zoo fijn mogelijk gepulveriseerd en tot aan de analyse in kalkstopflesschen bewaard.

Voor alkaloïde-bepaling<sup>1)</sup> is de eenvoudige extractie-methode gevolgd

---

<sup>1)</sup> In plaats van het aangegeven methylrood werd Joodeosine + aether als indicator gebezigd. Getitreerd werd met vloeistoffen van  $\frac{1}{100}$  Normaal uit buretten van 5 cc. inhoud, per cc. verdeeld in vijftigsten, waardoor  $\frac{1}{100}$  cc. nog gemakkelijk kon worden afgelezen. De uitkomsten der duplo of triplo bepalingen waren na eenige oefening zeer bevredigend. Het gemiddelde verschil tusschen duplo-bepalingen bedroeg 0.002 %, het kleinste verschil 0.000 %, het grootste in den re-

van VAN ITALLIE (1916, p. 1663). Het alkaloïde-gehalte is uitgedrukt in procenten van het drooggewicht. De bepalingen geschieden zoo veel mogelijk in duplo; korthedshalve wordt in deze verhandeling alleen het gemiddelde van de duplo-bepalingen opgegeven, afgerond in de derde decimaal. Wanneer voldoende materiaal ontbrak moest met een enkele bepaling worden volstaan. Als foutengrens kan 0.020 % worden aangenomen (zie noot). Het totaal-alkaloïde-gehalte werd door een omrekening gevonden. Uit de partieele percentages kon het quantum alkaloïde van het drooggewicht voor de afzonderlijke organen worden berekend; uit het totale quantum alkaloïde en het totale drooggewicht volgt het totaal-percentage.

Er kan nu terstond tot een bespreking der uitkomsten van de analyses worden overgegaan, aangezien de phaenotypische bijzonderheden der geanalyseerde groepen in de voorafgaande hoofdstukken zijn toegelicht.

Allereerst werd het alkaloïde-gehalte bepaald van kiemplant tot volwassen individu, door monsternamen in verschillende stadiën van ontwikkeling. Het materiaal hiervoor werd gekozen uit stamgroep II, Klagenfurth. Deze groep was gezaaid 20 April 1922, het begin van de kieming viel omstreeks 15 Mei. Het resultaat der analyses was, als volgt:

TABEL I

2 Juni. Kiemplantjes met één bladpaar . . . . .	0.039 %
9 Juni. Kiemplantjes met vier bladparen . . . . .	0.040 %
16 Juni. Jonge planten met vijf à zes bladparen . . . . .	0.044 %
7 Juli. Begin bloei-periode: A. ijle, zwakke exemplaren . .	0.052 %
B. krachtige vertakte exemplaren	0.052 %
27 Juli. Einde bloei-periode . . . . .	0.054 %

Uit deze analyses zijn twee feiten te constateeren:

1°. Van kiemplant tot volwassen individu heeft slechts een geringe toename van het alkaloïde-gehalte plaats gehad.

gel niet meer dan 0.006 %, bij uitzondering 0.010 %. Wanneer dus als criterium voor vergelijking van in deze verhandeling gepubliceerde cijfers, een fout van 0.01 % naar boven en beneden wordt aangenomen, zijn de analysefouten daarin ruim begrepen.

2°. De zwakke en krachtige exemplaren van de monsternamen op 7 Juli hebben hetzelfde alkaloïde-gehalte.

De vier eerste monsters van tabel I werden in hun geheel geanalyseerd; de percentages van de beide laatste zijn uit de partieele analyses berekend (zie tabel II). Hierdoor is de overeenkomst tusschen de monsters A en B op 7 Juli nog opvallender. Zonder dit geval te generaliseeren kan als conclusie worden gesteld, dat zwakke exemplaren geen lager alkaloïde-gehalte behoeven te bezitten dan krachtige individuen.

Het heeft den schijn alsof het alkaloïde-gehalte gedurende den bloei stationnair blijft. Uit de vergelijking van partieele analyses, bij het begin en het einde van de bloeiperiode, blijkt (zie tabel III), dat een teruggang van het alkaloïde-gehalte van wortels, stengels en bladeren veel meer regel is, maar dat het totale alkaloïde-gehalte eenigszins op peil gehouden kan worden door de vruchten, zooals in het geval van stamgroep II. Onderstaande tabel geeft een overzicht van de analyses op 7 en 27 Juli van stamgroep II; aan de alkaloïde-percentages is het watergehalte van de afzonderlijke plantendeelen toegevoegd, om de toename van het drooggewicht op het einde van den bloei te demonstree- ren.

TABEL II

Stamgroep II	7 Juli, begin bloei		27 Juli, einde bloei	
	% aq	% alk	% aq	% alk
wortels. . . .	85.1 %	0.118 %	75.4 %	0.112 %
toppen . . . .	86.3 %	0.059 %	81.8 %	0.056 %
stengels . . . .	88.1 %	0.049 %	79.2 %	0.045 %
bladeren . . . .	88.7 %	0.035 %	83.3 %	0.027 %
vruchten . . . .			79.6 %	0.074 %
Totaal . . . .	87.9 %	0.052 %	80.1 %	0.054 %

Uit de cijfers van tabel II valt af te leiden:

1°. een geringe daling van het alkaloïde-percentage bij wortels, stengels en bladeren, maar het totale alkaloïde-gehalte tusschen begin en einde van de bloeiperiode is stationnair gebleven, ondanks een toename van het drooggewicht met 7.8 %;

2°. blijkens de particele analyses bij het begin en aan het einde van den bloei bestaat er een bepaalde correlatie tusschen het gehalte aan alkaloïde in de verschillende deelen van de plant. De wortel heeft het hoogste alkaloïde-gehalte, daarop volgen de bloeitoppen, respectieve vruchten, en de stengels, terwijl de bladeren het laagste alkaloïde-gehalte vertoonen. Op dit verdeelingsschema is bij alle onderzochte groepen zoowel in 1922 als in 1923 geen enkele uitzondering geconstateerd.

Hieronder volgen de analyses, bij het begin en het einde van den bloei, van de vier stamgroepen, welke het voornaamste uitgangsmateriaal voor selectie vormden: II Klagenfurth, III Elburg, V Delft, alle gemengde populaties van *niger*-phaenotypen, en VI Delft, welke in hoofdzaak uit *pallidus*-phaenotypen bestond, vermengd met *medius*- en *niger*-phaenotypen. Over de herkomst van deze groepen, zie hoofdstuk III.

De gevolgtrekkingen, uit tabel III te maken, zijn identiek met die van tabel II, maar hebben hier betrekking op meer groepen, van verschillend aspect en verschillende herkomst.

1°. Tusschen het begin en het einde van de bloeiperiode daalt het alkaloïde-gehalte, soms relatief aanmerkelijk, voor de afzonderlijke organen, maar blijft voor de totale plant of  $\pm$  stationnair (II en V), of vertoont een geringe afname (III en VI).

2°. Het schema van verdeeling is voor alle stamgroepen van toepassing. Bij stamgroep VI nadert het gehalte van den wortel op 25 Juli ter nauwernood het gehalte van toppen + vruchten. Er moet hierbij worden opgemerkt, dat deze groep vroeg was uitgebloeid en in hoofdzaak uit eenstengelige exemplaren bestond, welke op 25 Juli bijna geen stengelbladeren meer bezaten.

De algemeene conclusie, waartoe deze gegevens aanleiding geven, is: dat de verschillen in alkaloïde-gehalte van de afzonderlijke organen relatief aanzienlijk kunnen zijn, maar dat het totale gehalte van de plant toch aan een bepaalde waarde gebonden blijft. De verschillen van het totale gehalte aan het begin en het einde van de bloeiperiode vallen niet of ternauwernood buiten de gestelde foutengrens.

Uit tabel III is ook iets af te leiden met betrekking tot phaenotype en alkaloïde-gehalte. Het beginstadium van den bloei als criterium genomen, blijkt dat er tusschen de stamgroepen II en VI, in phaenotypisch opzicht reeds uitersten van diversiteit, hier kort aan te duiden als „smalbladigen” en „breedbladigen”, hoegenaamd geen verschil be-

TABEL III

Stamgroep	II		III		V		VI			
	7 Juli	27 Juli	8 Juli	27 Juli	6 Juli	26 Juli	5 Juli		25 Juli	
monsternamen							pall.	nig.	nig.	pall.
wortels . . .	0.118 %	0.112 %	0.114 %	0.086 %	0.108 %	0.107 %	0.150 %	0.112 %	0.070 %	0.080 %
stengels . . .	0.049 %	0.045 %	0.067 %	0.031 %	0.073 %	0.052 %	0.049 %	0.064 %	0.022 %	0.024 %
bladeren . . .	0.035 %	0.027 %	0.037 %	0.027 %	0.043 %	0.042 %	0.030 %	0.028 %	0.016 %	0.018 %
toppen . . .	0.059 %	0.056 %	<sup>1)</sup>	0.062 %	0.079 %	0.081 %		0.064 %	0.081 %	
vruchten . .		0.074 %		0.068 %				0.068 %	0.087 %	
Totaal . .	0.052 %	0.054 %	0.059 %	0.043 %	0.065 %	0.059 %	0.052 %	0.054 %	0.039 %	0.042 %

<sup>1)</sup> Dit monster ging voor de analyse verloren. Het gevolg hiervan is, dat het berekende totale gehalte, 0.059 %, feitelijk iets hooger moet zijn.

staat in alkaloïde-gehalte. Het totale alkaloïde-gehalte voor beide stamgroepen is zelfs volkomen gelijk. Het verschil met de beide andere stamgroepen III en V (0.059 % en 0.065 %) is te gering om op aanmerkelijke constitutie-verschillen te kunnen wijzen. Verband tusschen phaenotype en genotypische samenstelling met betrekking tot het alkaloïde-gehalte is daardoor reeds zeer problematisch te noemen. Er is nog een ander feit, dat in dezelfde richting wijst. In stamgroep VI werden bij het begin der bloeiperiode anthocyaan-houdende en anthocyaan-looze vormen afzonderlijk geanalyseerd; het totale gehalte voor beide categorieën is gelijk (0.052 % en 0.054 %). Aan het einde van den bloei werd het gehalte van *pallidus*-, *medius*-, en *niger*-phaenotypen afzonderlijk bepaald; het totale gehalte van deze drie phaenotypen is in het geheel iets lager dan bij het begin der bloeiperiode, maar onderling volmaakt identiek te noemen (0.042 %, 0.039 %, 0.038 %). Hieruit volgt onmiddellijk, dat *pallidus*-, *medius*- en *niger*-phaenotypen niet naar het alkaloïde-gehalte te onderscheiden zijn.

De stamgroepen zijn echter gemengde populaties, en het zou mogelijk zijn, dat door isolatie genotypen van hooger en lager alkaloïde-gehalte te scheiden waren. De constituties van stamgroep III en V, hoe gering het verschil ook zij, moeten gemiddeld een hooger alkaloïde-vormend vermogen bezitten dan de constituties van stamgroep II en VI. De plantendeelen met het geringste alkaloïde-gehalte, bladeren en stengels, hebben quantitatief het grootste aandeel in het drooggewicht, diensgevolge is het gehalte van stengels en bladeren beslissend voor het totaal-gehalte. Het gehalte van de bladeren is voor deze stamgroepen al zeer uniform (0.028 %—0.043 %), maar het wortelgehalte vertoont aanmerkelijke verschillen (0.108 %—0.150 %). Het ware denkbaar, dat genotypische verschillen zich in het alkaloïderijkste orgaan duidelijker manifesteerden.

Ter verdere oriëntatie werden in 1923 bij het begin van de bloeiperiode gemiddelde monsters voor alkaloïde-onderzoek gemaakt uit de door zelfbestuiving verkregen  $F_1$ -generaties van de stamplanten. Het was niet mogelijk om alle te velde staande groepen te analyseren en de keuze werd voornamelijk tot die groepen beperkt, welke op phaenotypisch erfelijke verschillen wezen door hun algemeen aspect. Hiervoor kwamen in de eerste plaats in aanmerking de  $F_1$ -generaties, gekweekt uit moederplanten van stamgroep II: de „smalbladigen”, en stamgroep VI: de „breedbladigen”. Er zij hier aan herinnerd dat diversiteit met

betrekking tot phaenotypische kenmerken in de clans van stamgroep II groter is gebleken, dan in de clans van stamgroep VI. Deze beide groepen van generaties zullen dus het eerst behandeld worden.

Van stamgroep II Klagenfurth („smalbladigen”) werden zeven parallel-generaties op alkaloiïde-gehalte onderzocht. Een samenvatting van de analyses geeft tabel IV.

TABEL IV

	Wortels	toppen	stengels	bladeren	Totaal
Stamgroep II.	0.118 %	0.059 %	0.049 %	0.035 %	0.052 %
F <sub>1</sub> II 7. . . .	0.189 %	0.093 %	0.071 %	0.035 %	0.060 %
F <sub>1</sub> II 1b . . .	0.154 %	0.090 %	0.084 %	0.028 %	0.052 %
F <sub>1</sub> II 26 . . .	0.156 %	0.084 %	0.052 %	0.029 %	0.051 %
F <sub>1</sub> II 1a . . .	0.123 %	0.108 %	0.062 %	0.030 %	0.049 %
F <sub>1</sub> II 1d . . .	0.167 %	0.070 %	0.041 %	0.037 %	0.049 %
F <sub>1</sub> II 37 . . .	0.129 %	0.076 %	0.045 %	0.027 %	0.046 %
F <sub>1</sub> II 1c . . .	0.117 %	0.091 %	0.049 %	0.029 %	0.045 %

Totaal der 7 parallel-generaties = 0.050 %

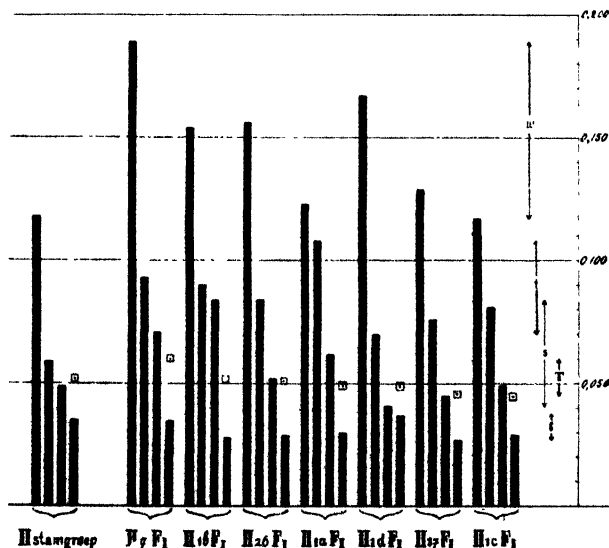


FIG. 47. Graphische voorstelling bij tabel IV. Overzicht van het alkaloiïde-gehalte van stamgroep II en zeven F<sub>1</sub>-generaties bij het begin der bloeiperiode.



Ten einde het overzicht gemakkelijker te maken is in figuur 47 aan deze tabel een graphische voorstelling toegevoegd van de partieele analyses der afzonderlijke organen. Door vertikale strepen, in lengte evenredig aan het alkaloïde-gehalte, is voor iedere generatie (van links naar rechts) het percentage van wortels, bloeitoppen, stengels en bladeren aangegeven, aan de basis met een accolade verbonden, terwijl het totale gehalte van iedere groep is aangeduid door een stip, omgeven door een vierkantje. Terzijde van de figuur zijn de grootste verschillen voor de afzonderlijke rubrieken met pijltjes afgeteekend; de letters w, t, s en b beteekenen: wortels, toppen, stengels en bladeren; de letter T duidt op het totaal-gehalte. De vertikale maatstreep geeft de verdeeling aan in honderdste procenten. Alle verdere op het alkaloïde-gehalte betrekking hebbende figuren zijn op dezelfde wijze ingericht.

Uit deze bepalingen valt het volgende af te leiden:

1°. de verschillen tusschen het totale alkaloïde-gehalte voor diverse groepen zijn niet zeer groot; de uitersten liggen tusschen 0.060 % en 0.045 %; het relatieve verschil 0.015 % is niet onbeduidend, maar het absolute verschil is slechts weinig grooter dan de aangenomen fout: 0.010 %.

2°. het gemiddelde der totalen van de zeven  $F_1$ -generaties bedraagt 0.050 %, terwijl het totale gehalte van de moedergroep in hetzelfde stadium 0.052 % bedroeg. Selectie heeft wel kleine verschillen gebracht, maar deze verschillen heffen elkaar op. Hieruit volgt, dat het totaal der milieu-invloeden van de beide jaren van geen beteekenis is geweest voor het totale alkaloïde-gehalte. Er is geen degeneratie te constateeren. Hetzelfde feit volgt uit de zaadanalysen van deze groepen: oorspronkelijk zaad, oogst 1921, bevat 0.094%; zaad van de stamgroep, oogst 1922: 0.100 %; gemiddelde van de  $F_1$ -generaties, oogst 1923: 0.098 % (zie einde van dit hoofdstuk).

3°. de verdeeling van het alkaloïde in de  $F_1$ -generaties is geheel overeenkomstig gebleven aan het schema van de moedergroep; de wortels bezitten het hoogste alkaloïde-gehalte en vertoonen ook de grootste verschillen: 0.189 %—0.117 % = 0.072%; de bladeren hebben het laagste alkaloïde-gehalte en vertoonen de kleinste verschillen: 0.037 %—0.027 % = 0.010 %. In het eerste geval wordt de aangenomen fout verre overschreden, in het tweede geval in het geheel niet. Feitelijk kan men aannemen, dat het gehalte van het blad stationnair gebleven is.

De conclusie, die uit deze gegevens te trekken valt, is, dat nòch het totale gehalte, nòch het bladgehalte een duidelijke aanwijzing geven voor diversiteit met betrekking tot het alkaloïde-gehalte. Het absolute alkaloïde-gehalte is te laag om, rekening houdende met analyse-fouten, aan relatieve verschillen groote beteekenis te hechten. De verschillen in het gehalte van den wortel zijn evenwel groot genoeg om op genotypische verschillen te kunnen wijzen, aangezien de modificatieverschijnselen, welke zich in alle zeven generaties moeten voordoen, ten deele althans, uitgesloten kunnen worden geacht.

Er zij hier aan herinnerd, dat de stamplanten II 7, 26 en 37 vertakte vormen, II 1a, 1b, 1c en 1d onvertakte vormen waren. Zoo min als voor de phaenotypische kenmerken, is ook voor het alkaloïde-gehalte eenig onderscheid tusschen de  $F_1$ -generaties te maken met betrekking tot de vertakkingswijze der stamplanten.

Een serie bepalingen uit groepen, behoorende tot het type „breedbladigen”, gaf volkomen analoge resultaten. In stamgroep VI, Delft, was, behoudens het voorkomen van anthocyaan, blijkens de daaruit gekweekte clans, de diversiteit met betrekking tot de phaenotypische kenmerken veel geringer dan bij stamgroep II. *Pallidus*-, *medius*- en *niger*-phaenotypen waren alleen op bloemkleur (juister op voorkomen van anthocyaan, zie hoofdstuk VII) te onderscheiden. In stamgroep VI, werden anthocyaan-houdende en anthocyaan-looze vormen reeds afzonderlijk geanalyseerd. Tabel V geeft een overzicht van de analyses der beide phaenotypen (overgenomen uit tabel III), benevens de generaties VI 10  $F_1$  en VI 5a  $F_1$ , zuivere *niger*-phaenotypen, VI 4, 3a, 3d, 3e, 3f en 3b, zuivere *pallidus*-phaenotypen.

De algemeene conclusies uit de analyse-cijfers van tabel V zijn dezelfde als voor tabel IV; nòch met betrekking tot de verdeling van het alkaloïde in de plant, nòch met betrekking tot het totale gehalte van de groepen zijn principieele verschillen op te merken. Het grootste verschil voor de totalen bedraagt  $0.068\% - 0.050\% = 0.018\%$ , voor de bladeren  $0.044\% - 0.032\% = 0.012\%$ ; over het geheel dus iets meer dan bij de reeks van stamgroep II het geval was. Het gemiddelde der totalen van de acht parallel-generaties is weer in overeenstemming met het totaal-gehalte van de moedergroep.

Uit deze analyses blijkt verder, dat de *pallidus*- en *niger*-generaties zich met betrekking tot het alkaloïde-gehalte in geen enkel opzicht onderscheiden. Deze gevolgtrekking, reeds uit tabel III af te leiden,

TABEL V

		wortels	toppen	stengels	bladeren	Totaal
Stamgroep VI	{ pall.	0.150 %	0.064 %	0.049 %	0.030 %	0.052 %
	{ nig..	0.112 %	0.068 %	0.064 %	0.028 %	0.054 %
F <sub>1</sub> VI 10 nig.	. . .	0.139 %	0.099 %	0.067 %	0.038 %	0.057 %
F <sub>1</sub> VI 5a nig.	. . .	0.109 %	0.091 %	0.063 %	0.033 %	0.050 %
F <sub>1</sub> VI 4	pall. . . .	0.143 %	0.090 %	0.120 %	0.036 %	0.068 %
F <sub>1</sub> VI 3a	pall. . . .	0.159 %	0.096 %	0.072 %	0.044 %	0.065 %
F <sub>1</sub> VI 3d	pall. . . .	0.123 %	0.093 %	0.056 %	0.036 %	0.055 %
F <sub>1</sub> VI 3e	pall. . . .	0.112 %	0.082 %	0.051 %	0.039 %	0.053 %
F <sub>1</sub> VI 3f	pall. . . .	0.120 %	0.078 %	0.061 %	0.033 %	0.053 %
F <sub>1</sub> VI 3b	pall. . . .	0.102 %	0.075 %	0.059 %	0.032 %	0.050 %

Totaal-gemiddelde der 8 parallel-generaties 0.056 %

De graphische voorstelling van deze tabel is in fig. 48 afgebeeld

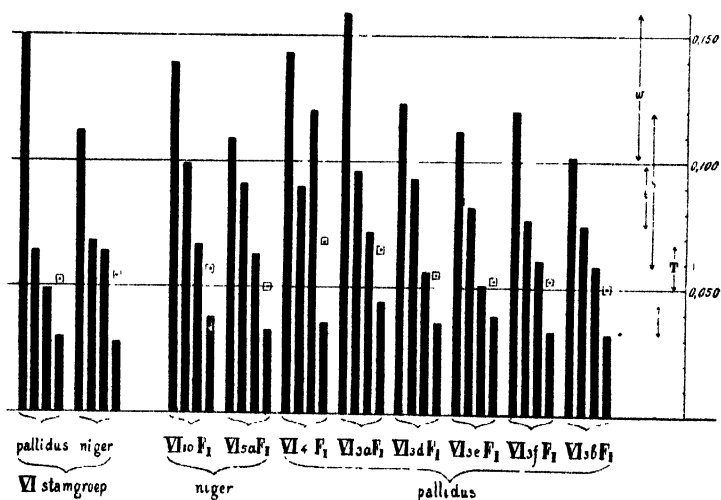


FIG. 48. Graphische voorstelling bij tabel V. Overzicht van het alkaloïde-gehalte in stamgroep VI en acht F<sub>1</sub>-generaties bij het begin van de bloeiperiode.

wordt nog eens bevestigd door de analyse der splitsingsproducten van

een spontane *medius*-bastaard uit dezelfde stamgroep, nl. VI 9 *medius* F<sub>2</sub>. In deze generatie werden *pallidus*-, *medius*-, en *niger*-phaenotypen afzonderlijk geanalyseerd; de uitkomsten zijn samengevat in tabel VI.

TABEL VI

VI 9 med. F <sub>2</sub>	wortels	toppen	stengels	bladeren	Totaal
<i>pallidus</i> . . .	0.130 %	0.108 %	0.069 %	0.035 %	0.064 %
<i>medius</i> . . .	0.119 %	0.090 %	0.050 %	0.039 %	0.055 %
<i>niger</i> . . . .	0.128 %	0.106 %	0.062 %	0.044 %	0.064 %

Deze analyse-cijfers kunnen worden beschouwd als een voortzetting van tabel V. *Pallidus* en *niger*, hier afsplitsingsproducten van dezelfde moederplant, hebben hetzelfde totale gehalte, terwijl de partiële percentages van de afzonderlijke organen bijna volkomen identiek zijn. De verschillen met *medius* zijn voor geen enkel orgaan groot genoeg om buiten de foutengrens te vallen. In analogie met de phaenotypische kenmerken kan dus worden geconstateerd, dat verschil in alkaloïde-gehalte in geen verband staat met aanwezigheid of afwezigheid van anthocyaan, m. a. w. voor *pallidus*- en *niger*-phaenotypen bestaan dezelfde mogelijkheden van alkaloïde-gehalte.

Eenigszins verschillend is het resultaat bij de geanalyseerde F<sub>1</sub>-generaties van stamgroep III Elburg. Het overzicht van de uitkomsten der analyses geeft tabel VII; de bij behorende graphische voorstelling fig. 49.

TABEL VII

	wortels	toppen	stengels	bladeren	Totaal
Stamgroep III	0.114 %	(?)	0.067 %	0.037 %	(0.059 %)
F <sub>1</sub> III 2c . .	0.177 %	0.110 %	0.084 %	0.041 %	0.071 %
F <sub>1</sub> III 2b . .	0.261 %	0.113 %	0.058 %	0.036 %	0.065 %
F <sub>1</sub> III 2a . .	0.246 %	0.102 %	0.061 %	0.025 %	0.061 %
F <sub>1</sub> III 6 . .	0.115 %	0.056 %	0.046 %	0.034 %	0.058 %

Totaal-gemiddelde der 4 F<sub>1</sub>-generaties 0.064 %

Stamgroep III was een zeer vormenrijke groep. De stamplanten III 2a, 2b en 2c waren overeenkomstige individueel-typen, III 6 werd

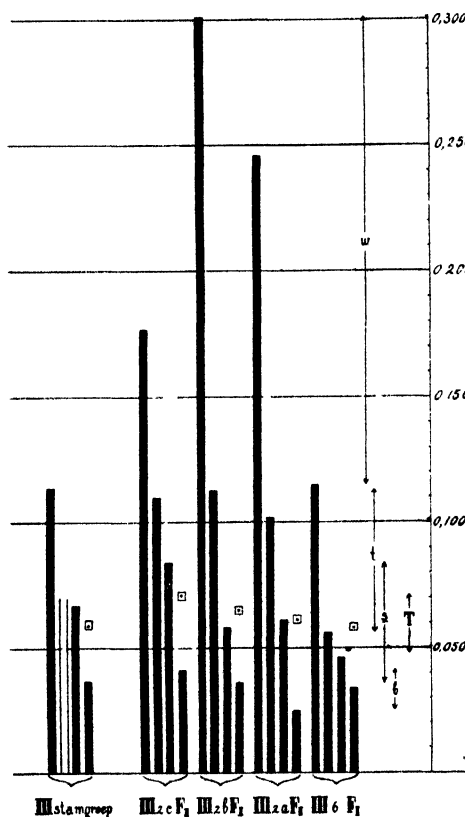


FIG. 49 Graphische voorstelling bij tabel VII Overzicht van het alkaloïde-gehalte van stamgroep = 0.146 %. Voor de generaties III en vier F<sub>1</sub>-generaties, bij het begin der bloei-periode.

F<sub>1</sub> is het wortelgehalte meer dan tweemaal het overeenkomstige gehalte van de moedergroep. De totaal-gehalten van deze vier F<sub>1</sub>-generaties, liggen ondanks de groote verschillen van de alkaloïde-rijkste deelen, niet verder uit elkaar dan bij de reeksen van stamgroep II en stamgroep VI. Het gemiddelde van de totaal-gehalten, 0.064%, moet ongeveer gelijk zijn aan dat van de stamgroep. Het opgegeven percentage 0.059% is iets te laag door het ontbreken van het percentage voor de toppen (zie noot bij tabel III p. 307).

voornamelijk gekenmerkt door een afwijkend bloemtype, „*pseudomedijs*” (zie hoofdstuk VII). Er is reeds betoogd, dat het phaenotype geen basis biedt voor verschil in alkaloïde-gehalte. Oogenschoonlijk verband tusschen het wortelgehalte van de drie eerste F<sub>1</sub>-generaties en III 6 F<sub>1</sub>, behoeft dus in geen correlatie te staan met de phaenotypische bijzonderheden.

Het schema van verdeling in tabel VII is weer onveranderd; maar het gehalte van de wortels wijkt voor een paar generaties veel meer van de moedergroep af, dan tot nu gevonden werd. Het verschil tusschen de uitersten bedraagt 0.261 % — 0.115%

De conclusie waartoe de analyse-cijfers van tabel VII, in vergelijking met de tabellen IV en V, aanleiding geven, is, dat met de selectie van de stamplanten in stamgroep III, ook constituties met hooger en lager alkaloïde-gehalte werden geïsoleerd, voornamelijk met betrekking tot het wortelgehalte.

Uit stamgroep V werd alleen V 13  $F_1$  onderzocht, merkwaardig door den eigenaardigen kelkvorm (zie hoofdstuk IX). Deze analyse-cijfers geven geen reden tot bijzondere opmerkingen. Een overzicht der analysecijfers van stamgroep en  $F_1$ -generatie geeft onderstaande tabel VIII.

TABEL VIII

	wortels	toppen	stengels	bladeren	Totaal
stamgroep V .	0.108 %	0.079 %	0.073 %	0.043 %	0.065 %
V 13 $F_1$ . . .	0.159 %	0.086 %	0.087 %	0.041 %	0.061 %

Een nadere bevestiging van de beteekenis van het wortelgehalte voor de constitutie van de plant werd verkregen door de analyses van de  $F_1$ -generaties der reciproke kruisingen van II 7 *niger* en VI 4 *pallidus*. De alkaloïde-cijfers van de  $F_1$ -generaties der beide stamplanten (zie tabel IV en V) zijn onmiddellijk vergelijkbaar met de  $F_1$ -generaties van de kruisingen, welke gelijktijdig daarmee verzameld en op alkaloïde-gehalte onderzocht konden worden. Een overzicht der uitkomsten van de analyses en de graphische voorstelling geven tabel IX en fig. 50.

TABEL IX

	wortels	toppen	stengels	bladeren	Totaal
VI 4 pall. $F_1$ . . .	0.143 %	0.090 %	0.120 %	0.036 %	0.068 %
7 nig. $\times$ 4 pall. $F_1$	0.165 %	0.087 %	0.079 %	0.038 %	0.064 %
4 pall. $\times$ 7 nig. $F_1$	0.164 %	0.081 %	0.078 %	0.034 %	0.059 %
II 7 nig. $F_1$ . . .	0.189 %	0.093 %	0.071 %	0.035 %	0.060 %

De feiten uit deze bepalingen af te leiden zijn:

1°. een merkwaardige overeenkomst der partieele analyses van de reciproke bastaardgeneraties; voor de wortels 0.164 % — 0.165 % en voor de stengels 0.078 % — 0.079 % is de overeenstemming volmaakt

te noemen, voor toppen en bladeren vallen de verschillen volmaakt binnen de aangenomen foutengrenzen;

2°. het wortelgehalte van de bastaardgeneraties is precies intermediair tusschen de overeenkomstige gehalten bij de oudergroepen (0.189 % + 0.143 %): 2 = 0.166 %. Ook het gehalte van de stengels ligt nog tusschen de stengelgehalten der beide oudergroepen, maar niet meer volkomen intermediair. Voor toppen en bladeren kon geen verschil worden gevonden, dat buiten de foutengrenzen valt, omdat de percentages van de beide oudergroepen daar reeds binnen vallen. Zoo ook met de totaalgehalten. Het gemiddelde van II 7  $F_1$  en VI 4  $F_1$  zou 0.064 % moeten bedragen. In een der beide gevallen ( $7 \times 4 F_1$ ) is het empirische percentage inderdaad 0.064 %, in het andere geval ( $4 \times 7 F_1$ ) 0.059 %, een verschil dat uit analysefouten nog volkomen verklaarbaar is.

Voor zoover generalisatie geoorloofd is, valt uit deze feiten de volgende conclusie te trekken: het alkaloïde-gehalte, meer speciaal dat van de wortels, gedraagt zich bij kruising in volkomen analogie met phaenotypische verschillen, als een phaenotypisch kenmerk.

De bastaard is met betrekking tot het alkaloïde-gehalte, evenals voor het anthocyaangehalte (zie hoofdstuk VII) en de lengte-breedte-verhoudingen van het blad (zie hoofdstuk VIII), intermediair.

In aansluiting op het verdeelingschema van het alkaloïde bij de eenjarige vormen van *H. niger*, zijn een paar analyses van *H. albus* vermeldenswaard. Twee op alkaloïde-gehalte onderzochte stamgroepen van *H. albus*, nl. XIV Hortus Amsterdam en XV La Paz, welke phaenoty-

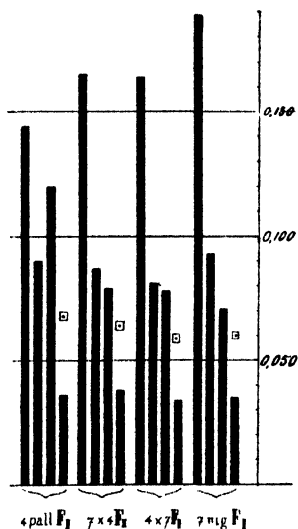


FIG. 50. Graphische voorstelling bij tabel IX.  $F_1$ -generaties van een kruising en der beide ouders

der beide gevallen ( $7 \times 4 F_1$ ) is het empirische percentage inderdaad 0.064 %, in het andere geval ( $4 \times 7 F_1$ ) 0.059 %, een verschil dat uit analysefouten nog volkomen verklaarbaar is.

pisch niet identiek waren, hebben bij analyse het volgende resultaat opgeleverd:

TABEL X

H. ALBUS L. (H. CANARIENSIS KER-GAWL)

Stamgroep	XIV Hort. A'dam		XV La Paz	
	% aq	% alk	% aq.	% alk.
wortels . . . .	88.88 %	0.420 %	85.18 %	0.443 %
toppen . . . .	84.88 %	0.200 %	84.90 %	0.234 %
stengels . . . .	90.65 %	0.087 %	86.66 %	0.104 %
bladsteel . . . .	93.15 %	0.081 %	92.79 %	0.083 %
bladschijf . . . .	89.07 %	0.081 %	86.96 %	0.084 %
Totaal . . . .	89.79 %	0.122 %	88.96 %	0.139 %

In het tabellarisch overzicht is ook het watergehalte van de afzonderlijk bepaalde plantendeelen opgenomen; in de bijbehorende graphische voorstelling, Fig. 51, is ter vergelijking met *H. niger*, naast het schema van de stamgroepen XIV en XV, ook het schema van stamgroep II geplaatst. Het stadium van monstername is voor alle drie groepen het begin van de bloeiperiode.

Uit de analyse-cijfers van tabel X blijkt:

1°. dat het verdeelingsschema van *H. albus* volkomen analoog is, aan dat van *H. niger* en dus niet als iets specifiek van *H. niger* kan worden beschouwd. Mogelijk is hierin een kenmerk voor het genus *Hyoscyamus* te zien <sup>1)</sup>.

2°. dat beide groepen van verschillend phaenotype en verschillende herkomst (het zaad van stamgroep XIV was afkomstig uit den botanischen tuin te Amsterdam, van stamgroep XV, afkomstig van de Canarische eilanden, verzameld door mej. C. COOL) een groote overeenkomst van het particele gehalte der verschillende organen vertoonen.

<sup>1)</sup> Het is van belang hierbij op te merken, dat de verdeeling van het alkaloïde in de verschillende organen bij *Atropa Belladonna* volgens de onderzoeken van SIEVERS (zie: Distribution of Alkaloids in the Belladonna plant 1914, p. 109 fig I) een andere is. Bij *Atropa Belladonna* hebben de stengels permanent het laagste, de jonge loten en bloeiende toppen het hoogste alkaloïde-gehalte.



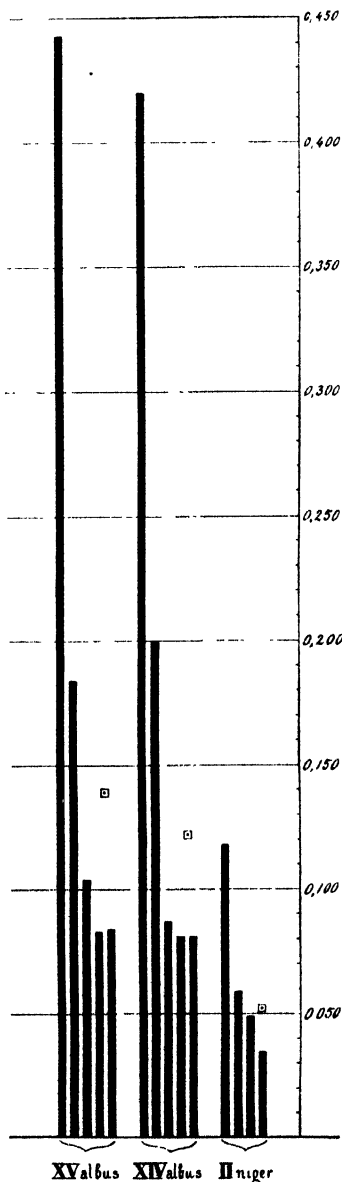


FIG. 51. Graphische voorstelling bij tabel X. Overzicht van het alkaloïde-gehalte bij *H. albus* en *H. niger* bij het begin der bloeiperiode.

Het relatieve verschil tusschen het gehalte van de wortels en de overige organen is echter nog veel grooter dan bij *H. niger*; bladsteel en bladschijf hebben hetzelfde gehalte.

3°. dat het totale alkaloïde-gehalte van *H. albus* meer dan dubbel zoo groot is als van *H. niger*.

Kruisingen tusschen *H. niger* en *H. albus* zouden met betrekking tot erfelijke factoren voor het alkaloïde-gehalte veel hebben kunnen leeren. Hoewel de kruising vrij gemakkelijk tot stand komt, is het mij niet gelukt bastaardplanten te verkrijgen; de kiemplantjes bleken geen levensvatbaarheid te bezitten (zie hoofdstuk III).

De resultaten van het alkaloïde-onderzoek kunnen worden samengevat als volgt:

1. De verdeeling van het alkaloïde over de verschillende organen is bij de eenjarige vormen van *H. niger* gebonden aan een schema, waarin de wortels steeds de alkaloïde-rijkste, de bladeren steeds de alkaloïde-armste deelen zijn.

2. Verschillen in alkaloïde-gehalte van verschillende vormen zijn, althans wat het totaal-gehalte betreft zeer gering. Het totaal-gehalte schommelt bij het onderzochte materiaal tusschen 0.050 % en 0.070 %. Door ontoereikende nauwkeurigheid van de alkaloïde-bepaling bij zulke lage gehalten, kan aan de analyse-cijfers geen groote beteekenis worden gehecht. Het bladgehalte is vrijwel stationnair te noemen en ligt ongeveer tusschen

0.030 % en 0.040 %. Met betrekking tot het wortelgehalte zijn de verschillen aanzienlijker, ongeveer tusschen 0.110 % en 0.260 % en hierin ligt een aanwijzing voor genotypisch onderscheid. Bij kruising gedraagt het wortelgehalte zich als een phaenotypisch kenmerk.

3. Verband tusschen phaenotype en alkaloïde-gehalte is niet gebleken.

De gegeven uitkomsten van de vergelijkende alkaloïde-bepalingen mogen slechts als geldig worden beschouwd voor het stadium der analyse: het begin van de bloeiperiode.

Voortzetting van de alkaloïde-bepalingen in volgende generaties werd in verband met het geringe praktische resultaat niet noodzakelijk geacht. Bij voortzetting van dergelijk onderzoek zou een bepaling van de individuele variatie het eerst noodige zijn.

Ten slotte mogen hier nog eenige analyses worden vermeld, die wel is waar geen direct verband hebben met het onderwerp, maar mogelijk in ander opzicht van belang kunnen zijn.

A. Analyse van de bladeren bij de eerstejaars-rosetten van een tweejarigen vorm: stamgroep I, zaad verzameld door Dr. A. KEISZLER aan de Oostenrijk-Hongaarsche grens; gezaaid 27 Maart 1922: begin kieming  $\pm$  2 Juni.

Overzicht der analyses:

TABEL XI

Stamgroep I	Eerstejaars-rosetten			
	12 Juli		27 Juli	
monstername				
	% aq.	% alk.	% aq.	% alk.
bladschijf . .	86.8 %	0.050 %	86.8 %	0.043 %
bladsteel . .	92.0 %	0.094 %	91.0 %	0.074 %

Bladschijf en bladsteel werden afzonderlijk geanalyseerd, op twee verschillende data. Uit deze analyse blijkt, dat de bladsteel tweemaal zooveel alkaloïde bevat als de bladschijf. Tusschen 12 Juli en 27 Juli is een geringe daling van het alkaloïde-gehalte merkbaar.

De wortels werden niet onderzocht om planten te sparen; het onderzoekingsmateriaal is echter geheel afgestorven (zie hoofdstuk III).

B. Analysen van het zaad. Om de gegevens voor de geanalyseerde reeksen te completeeren werden eenige bepalingen van het alkaloïde-gehalte in het zaad <sup>1)</sup> verricht en wel voornamelijk voor stamgroep II Klagenfurth.

Het oorspronkelijke zaad van stamgroep II, oogst 1921, bevatte 0.094 %. Het onrijpe zaad (zorgvuldig uit de onrijpe vruchten geplozen) gaf een alkaloïde-gehalte van 0.150%. Het rijpe zaad van de stamgroep, oogst 1922, bevatte 0.100%. Hieruit blijkt, dat de oogst van 1921 te Klagenfurth en de oogst van 1922 te Leiden als gelijkwaardig kunnen beschouwd worden. De verschillende plaatsen van kweken, en vrij zeker ook de verschillende omstandigheden, waarin de kulturen verkeerden, hebben op het alkaloïde-gehalte van het rijpe zaad geen invloed gehad. Verder blijkt, dat onrijp zaad een hoger alkaloïde-gehalte bezit dan het rijpe zaad.

Van de  $F_1$ -generaties uit stamgroep II, gekweekt in 1923, werd eveneens het rijpe zaad geanalyseerd, voor zoo ver er een voldoende quantum voor onderzoek kon worden verkregen. De uitkomsten dezer analyses zijn:

II 1a  $F_1 = 0.096 \%$ ; 1c  $F_1 = 0.085 \%$ ; id  $F_1 = 0.100 \%$ ; 1e  $F_1 = 0.088 \%$ ; 37  $F_1 = 0.114 \%$ ; 7  $F_1 = 0.105 \%$ .

Het gemiddelde van deze zes  $F_1$ -generaties bedroeg dus 0.098 % en is dus weer gelijk aan het percentage van de beide vorige oogsten, 0.100 % en 0.094 %. Het resultaat is in volkomen overeenstemming met de plantanalyse bij stamgroep en  $F_1$ -generaties. Het gemiddelde der totalen van de  $F_1$ -generaties was gelijk aan het totaal-gehalte van de stamgroep (zie p. 309).

Het verschil in alkaloïde-gehalte tusschen rijp en onrijp zaad, werd ook nog bij een paar andere groepen geconstateerd.

Het oorspronkelijke zaad voor stamgroep III, Elburg, bezat 0.088% alkaloïde. Het zaad van eigen oogst dezer stamgroep bleek te bevatten: in onrijpen toestand 0.162 %, in rijpen toestand 0.111 %.

Van stamgroep V was het oorspronkelijke quantum zaad voor analyse geheel ontoereikend. De eigen oogst gaf voor het onrijpe zaad 0.168 %, voor het rijpe zaad 0.107 %.

<sup>1)</sup> Aan deze analyses moest een extractie met petroleumaether voorafgaan. De zure uitschudvloeistof van de petroleumaether na de extractie gaf geen reactie met JKJ.

## RESUMÉ

The results of the inquiry as to diversity among and variability of annual forms within LINNAEUS' species *Hyoscyamus niger* may be resumed as follows:

In respect to their natural term of life the annual forms are perfectly constant, they show, however, considerable diversity in their phenotypical characters. Selffertilisation of individual types leads at once, or in a few generations, to more or less phenotypically constant forms of but little diversity.

In order to study the differential characters of the separate organs, lines were bred from different individual types. All lines obtained by selffertilisation in successive generations from a single initial individual may be considered as a small family, for which the name „clan" is proposed. Comparative investigation of different clans has revealed the presence of considerable transmissible differences, chiefly in regard to leaf-shape, colour and design of the corolla, and shape of the calyx of the fruit.

Statistical determinations of the relations between the breadth and the length of the leaves, according to the scheme of fig. 15, p. 241, showed the presence of transmissible differences both between clans of common and of different descent. An impression of the kind of transmissible phenotypes present can be obtained by a comparison of the habit-drawings 1, 2 and 10. Diversity in leaf-shape is present not only in respect to the relation between breadth and length of the leaf, but also in regard to the configuration of the leaf-margin. Individual types with completely or nearly entire leaf-margins may be mere modifications of a toothed leaf-type (fig. 24, p. 266) or may be genotypically determined (fig. 10, p. 213 and fig. 25, p. 268). The limits of variability (expressed in  $\sigma$ -values) are nearly identical for clans of different origin (p. 271). The cross of broad-leaved and narrow-leaved genotypically determined individual types gives perfectly intermediate forms. Self-

fertilisation of extreme variants in a  $F_2$ -hybrid-generation did not lead to reversion to the average leafshape of the parental phenotypes. The shape of the leaf must depend on several constitutional elements (see Introduction).

In regard to the shape of the calyx of the fruit, considerable diversity was observed. The variability of this character, however, was usually very small in different phenotypes (compare a. o. fig. 34—35, p. 285—286 with fig. 37—38, p. 289—290 and 42—43, p. 294—295).

A correlation between leaf- and calyx-shape seemed irrefutably to be present in some clans, so for instance by the co-occurrence of broad leaves with shallow incisions and short fruit-calyx with blunt teeth on the one hand, and narrow leaves with deeper incisions and long fruit-calyx with acute teeth on the other hand. A generally reliable correlation between the characters of these two organs, for all possible phenotypes, could not be found, however.

The occurrence of anthocyanine depends — judging from the diversity of the pattern of the corolla in flower types which can be bred true — probably on cumulative factors. The hypothesis offered is, however, a provisional one only. Crosses of forms with anthocyanine with such without it, produce segregating intermediate hybrids. The presence or absence of anthocyanine is quite independent of all other phenotypical characters.

Density and length of hairiness is, partly at least, genotypically determined.

The mode of branching is highly modifiable. Genotypical diversity of branched and non-branched forms could not with certainty be demonstrated.

The percentage of alkaloids in *H. niger* is small. The total percentages of alkaloid of phenotypically different forms show but slight differences. Determination of the alkaloid-percentages of the separate organs revealed a peculiar regularity in the distribution of the alkaloid over the plant. In regard to the part with by far the greatest quantity of alkaloid — the root — the differences in alkaloid-content are relatively rather great, both in the case of phenotypically similar and dissimilar forms; in regard to the part with the smallest quantity of alkaloid — the leaf — however, extremely small. Analysis of the reciprocal  $F_1$ -generations of a cross showed that the percentage of alkaloid in the roots was intermediate between the corresponding percentages of the

F<sub>1</sub>-generations of the two parent-individuals [Analogy with the behaviour of phenotypical characters in crosses]. There is no correlation between the alkaloid-content and the phenotype. \*

A study of the different forms of *H. niger* described after LINNAEUS, either as varieties of it or separated from it as distinct species, gave no cause to consider them as constant phenotypes. *H. pallidus* W. et K. is a *H. niger* devoid of anthocyanine, met with or at least possible in the case of all phenotypes imaginable for forms containing anthocyanine. *H. agrestis* KIT. (SCHULT) is, in full accordance with the original description, a mere modification. *H. agrestis* var. *integrifolia* WALLR. may — in regard to its leafshape and to its low mode of growth — have been a phenotypically constant form. Possibly there was but little diversity also in the cultures of LEJEUNE of his *H. verviensis* which he described as a distinct species. *H. auriculatus* TEN., *H. pictus* ROTH and *H. sypsiensis* KOCH depend on differences of which neither the genotypical nor the phenotypical value resulted from my experiments. *H. eminens* KUNZE can be added to the forms of *H. niger*.

Concluding: a systematical grouping of individual types lacks a genetical base. To serve as characters for different organs extremes of diversity can be used, but between them there are intermediates, while, moreover, the ever present variability obscures the limits between genotypically different phenotypes. The characters of the different organs are, moreover, for a considerable part independant from one another, which increases the potential diversity. Each subdivision based on phenotypical characters alone can, conclusively, be but a gratuitous grouping of individual types.

The „species” is no constant unit, neither can it — except by isolation of constitutions — be split up into constant forms. The „constant” character of a certain form can be retained so long only as the influences of the surroundings cause no change in the possibilities of crossing. Forms occuring in nature give at once a progeny of but little diversity, the consequence of natural isolation. Isolation spells elimination of constitutions and consequently loss of such. Very heterogenous, mixed populations are obtained from seed bought from the trade. Artificial isolation allows the breeding of constant forms from such seed. The great diversity of these populations is the result of „cultivation en masse” frequently continued during a long series of years, which gives a free hand to crossing among the genotypically different individu-

al types and of subsequent harvesting of the seed without any selection. Habitual or occasional selffertilisation may preserve certain phenotypes within the population for a certain length of time, but the opportunity for new formation of combinations from the existing constitutions is always present as the different forms of *H. niger* are not obligatory autogamous.

Crosses with other Linnean species of the genus *Hyoscyamus* offer but little chance for the origin of fertile hybrids.

It is better to designate polymorphous formgroups by another name than species. Lotsy has repeatedly urged to replace the term *species* bij *Linneon* because the conception „species” remains always associated with the conception of a single constant unit. *H. niger* L. is a Linneon, a closed syngameon of annual and biannual forms, the temporary composition of which is determined both by the different constitutions present within it at a certain time and by the possibilities of crossing allowed by the then prevalent conditions of the surroundings.

## GECITEERDE LITERATUUR

- ASCHERSON und GRAEBNER. Flora des Nordostdeutschen Flachlandes (1898—'99).
- BAUHIN, C.: Pinax theatri botanici (1623).
- BECK VON MANNAGETTA: Flora von Nieder-Oesterreich. II 2 (1893).
- BOISSIER, E.: Flora Orientalis IV (1879).
- BUBANI, P.: Flora Pyrenaea I (1897).
- BUHSE, F., in: Nouv. Mém. de la Société impériale des naturalistes de Moscou. Tome XII (1860).
- CLUSIUS. Rariorum plantarum historia (1601).
- CORRENS, C.: Ueber die dominierende Merkmale, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft XXI (1903); Ein typisch spaltender Bastard bei *Hyoscyamus niger*, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft XXII (1904).
- CRANTZ: Institutiones rei herbariae II (1766).
- DAVENPORT, C. B.: Statistical methods with special reference to biological variation (1904).
- DIELS, L.: Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen, in: Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden Abt. XI Teil 1 (1920).
- DIOSCORIDES: Pedacii Anazarbei opera quae extant. Ex nova interpretatione Jani Antonii Saraceni, Lugdunaci Medici. A. Wegel (1598).
- DIOSCORIDES: De materia medica. De letalibus venenis interpr. Marc. Vergilio. Commentarii Coloniae. J. Soter (1529).
- DIOSCORIDES. Codex Aniciae Julianae picturis illustratus, nunc Vindebonensis, Phototypice editus Moderante Ios. De Karabacek. Lugd. Bat. (1905).
- DIOSCORIDES. De materia medica. ed. Max. Wellmann (1907—'14).
- DIOSCORIDES. De materia medica etc. ed. Curtius Sprengel (1829—'30).
- DODONAEUS: Cruideboeck duer D. Rembert Dodoens, Medecijn van der stad v. Mechelen (1554).
- DODONAEUS: Dodonaeus Kruidboeck, François van Ravelingen, Leiden (1618); Dodonaeus Kruidboeck, Balthazar Moretus, Antwerpen (1644).
- DUNAL, F.: Solanaceae in De Candolle Prodrômus Systematis naturalis regni vegetabilis XIII (1852).
- DUNSTAN: Agriculture Ledger (1899) Nr. 5. (conf. Tschirch).
- DUNSTAN and BROWN: Proc. chem. soc. (1900).
- FARWELL, O. A.: Belladonna and Hyoscyamus. The American Journal of Pharmacy Vol. 87 (1915).



- FOCKE, W. O : Pflanzenmischlinge (1881).  
 FRANKFURT: (conf. Tschirch).  
 FUCHS, L.: New Kreuterbuch, u. s. w. Basell (1543)  
 FUCHS, L.: Den nieuwen Herbarius, enz. Basel (1543).  
 FUCHS, L.: Primi de stirpium historia comentariorum tomi vivae imagines in exiguum angustioremqe formam contractae, etc. Basiliae (1545).  
 GADAMER, J.: Ueber Hyoscyamus muticus, Archiv der Pharmacie Bd. 236 (1898)  
 GARCKE, A.: Flora von Deutschland (1912).  
 GLODE GUYER, R.: Cultivation of medical plants in Scotland, The Pharm. Journal (1921).  
 GORIS, A., et H. DELUARD: Étude de l'influence des radiations solaires sur la culture de la Belladone et la formation des alcaloïdes dans les feuilles. Bull. des Sciences Pharmacol. XXIV 2 (1922).  
 HAGEDOORN, A. L., and VORSTHEUVEL LA BRAND: The relative value of the processes causing evolution (1921).  
 HAGEDOORN, A. L.: Soortsvorming en Eugenetica, Genetica VI (1924).  
 HALAŚCY, DE Conspectus Florae Graecae II (1902).  
 HOLMES, E. M.: Henbane cultivation; Cultivation of med plants in Lincolnshire Pharm Journal (1881, '82, '89, '90, 1905, '09, '21)  
 ITALIE, L. VAN: Alkaloïde-bepalingen in grondstoffen en de daaruit bereide extracten Pharm Weekbl (1916).  
 JOHANNSEN, W.: Elemente der exacten Erblichkeitslehre (1913).  
 KOCH, C.: Linnaea XXII (1849).  
 KOCH, GEORGE P.: Hyoscyamus niger The amer Journ. of Pharm Vol. 91 (1919).  
 KOCH, W. D. J.: Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora (1838); Ed. 3. Bd III (1907)  
 KUNZE: Linnaea XXIV (1851).  
 LAREN, A. J. VAN: Geneeskruiden en Geneeskruidenteelt (1919).  
 LEDEBOUR, C. F.: Flora Rossica Vol. III (1846—'51).  
 LEJEUNE, A. L. S.: Flore des environs de Spa I (1811)  
 LINNAEUS: Species plantarum I (1753); ed. Willd. Tomus I Pars II (1797)  
 LINNAEUS: Flora suecica (1745).  
 LOTSY, J. P.: Evolution by means of hybridisation (1916).  
 LOTSY, J. P.: Species or Linneon, Genetica VII (1925).  
 MERTENS, F. C., and W. D. J. KOCH: Röhling's Deutschlands Flora II (1826)  
 MITLACHER, W.: Ueber Kulturversuche mit Arzneipflanzen in Korneuburg Mitteilungen des Komitees zur Staatlichen Förderung der Kultur von Arzneipflanzen in Oesterreich, No. 5 (1911).  
 MITLACHER, W.: Kulturversuche mit Arzneipflanzen in Korneuburg im Jahre 1912. Mitteilungen u. s. w. No. 15, Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen in Oesterreich, XVI. Heft 8 (1913).  
 MURRAY, JAMES A. H.: A new Dictionary on historical principles, Oxford, Vol. II (1893).  
 NECKER, N. J. DE: Deliciae Gallo-Belgicae silvestres, Tomus I (1773).  
 NEES VON ESENBECK, G.: Monograph of the East Indian Solaneae, Trans. of the Linnean Soc. of London XVII (1834).

- NEWCOMB, E. L.: *Belladonna and Hyoscyamus*, The Amer. Journ. of Pharm. Vol. 86 (1914), Vol. 87 (1915).
- NEWCOMB, E. L., and M. H. HAYNES: *Hyoscyamus cultivated in Minnesota*, The amer. Journ. of Pharm. Vol. 88 (1916).
- NYGARD: (conf. Tschirch).
- PATER, B.: Bericht über das Arzneipflanzenversuchsfeld der landwirtschaftlichen Akademie in Kolosvár, Heft III (1918).
- PATER, B.: Ueber den Einfluss des Mehлтаues auf den alkaloidgehalt der Hyoscyamus-blätter, Pharm. Zentralhalle. 64. Jahrg. No. 10 (1923).
- PLINIUS: *Plini historia naturalis*, Venetiis N. Jenson (1472); C. L. F. Panckoucke Tome 15 (1832).
- POSPICHAL, E.: *Flora des Oesterreichischen Küstenlandes II* (1899).
- RANSOM, F.: Notes on medical plants cultivated in Great Brittain, Pharm. Journ. (1902).
- RANSOM, F., and H. J. HENDERSON: Note on *Hyoscyamus muticus*, The Pharm. Journ. (1903).
- RANSOM, F., and H. J. HENDERSON: The effect of cultivation and fertilisers on the growth of the plant and its alcaloidal content. The chemist and Druggist (1912), (Conf. Goris et Deluard).
- REICHENBACH, H. G. L.: *Icones plantarum rariorum*. Cent. V (1823); *Flora germanica excursoria I* (1830)
- REICHENBACH, H. G. L., et H. G.: *Icones Florae Germanicae et Helveticae XX* (1862).
- RIPERT, J.: Sur la variation et le rôle des alcaloides de la Belladone, Rennes (1922).
- ROEMER, J. J., et J. A. SCHULTES: *Caroli a Linné equitis Systema Vegetabilium IV* (1819).
- ROTH, A. G.: *Novae plantarum species* (1821).
- ROUY, G.: *Flore de France X* (1908).
- SALISBURY, R. A.: *Prodromus stirpium in horto Chapel Allerton* (1796).
- SCHMIDT, F. W.: *Flora Boemica*, Cent III (1794).
- SCHULTES, J. A. *Oesterreichs Flora I* (1814).
- SIBTHORP, J.: *Flora Graeca, sive plantarum rariorum historia, etc. III* (1819).
- SIEVERS, A. F.: Distribution of alkaloids in the Belladonna plant, The Amer. Journ. of Pharm. Vol. 86 (1914).
- SIEVERS, A. F.: The possibility and value of improving the commercial Belladonna crop through selection, Vol. 88 (1916).
- SIIM-JENSEN, J.: Beiträge zur botanischen und pharmacognostischen Kenntnis von *Hyoscyamus niger* L., *Bibliotheca botanica*, Heft 51 (1901).
- SIMS, J.: in *Curtis's Botanical Magazine* (1823).
- SKEAT, M. A.: *An etymological Dictionary of the Engl. Language* (1884).
- SMITH, J. E. *Flora brittannica I* (1800).
- SOWERBY, J.: *English Botany II* (1794).
- SPRENGEL: *Comm. in Diosc., zie Dioscorides*.
- SWEET, R.: *The british Flower Garden I* (1823—'25).
- TENORE, M.: *Flora Napolitana III* (1824—'29).

THOMÉ: Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz IV (1889).

TSCHIRCH, A.: Handbuch der Pharmacognosie III (1921).

VRIES, H. DE: Mutationstheorie II (1903).

WALLDSTEIN et KITAIBEL: Descriptiones et Icones plantarum rariorum Hungariae (1802—12).

WALLROTH, K. F.W.: Annus botanicus (1815); Schedulae criticae de plantis Florae Halensis selectis I (1822)

WEBSTER, N.: A Dictionary of the English Language (1866).

WIEGMANN: Correspondenz in Flora oder Botanische Zeitung Jahrg. VI Bd I (1823).

WILLDENOW: Species plantarum (zie: Linnaeus).

WILLDENOW: Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis I (1809).

WILLKOMM, M.: Prodrumus Florae Hispanicae I (1870).

WOHLFARTH, R.: Die Pflanzen des Deutschen Reichs, Deutsch-Oesterreichs und der Schweiz (1881).

ZORNIG, H.: Arzneidrogen I (1909).

## GREGOR MENDELS SELBSTBIOGRAPHIE

von

DR. HUGO ILTIS, Brünn.

(Eingegangen am 3. Juni 1926.)

Bekanntlich hat GREGOR MENDEL am Schlusse seiner Lehrtätigkeit am Znaimer Gymnasium auf das Drängen des Direktors und seiner Kollegen hin das Wagnis unternommen, sich den Staatsprüfungen aus Naturgeschichte und Physik für das Lehramt an Gymnasium und Realschulen zu unterziehen, ohne doch vorher eine hochschulmässige Ausbildung genossen zu haben. Trotz des fleissigen und gewissenhaften Selbststudiums erreichte ihn denn auch das Schicksal mancher anderer grosser Forscher, das Urteil der Prüfungskommission war ein anderes als das der Nachwelt — MENDEL fiel durch und kehrte gedrückt und enttäuscht nach Brünn zurück. Aber die verunglückte Prüfung bedeutete für seine Zukunft und wohl auch für die Zukunft seiner wissenschaftlichen Betätigung trotzdem einen Gewinn. Einer seiner Prüfungskommissäre, der Physiker Professor ANDREAS BAUMGARTNER erkannte die Fähigkeiten des Kandidaten, denen nur die Ausbildung fehlte, und veranlasste den Prälaten des Augustinerstiftes, MENDEL an die Wiener Universität zu senden. In den fünf Semestern, die er dort verbrachte, holte sich der junge Naturforscher das für seine spätern Arbeiten notwendige Handwerkszeug.

Aber auch der Biograph hat die misslungene Prüfung MENDELS nicht zu bedauern. Dem Gesuch um Zulassung zur Prüfung lag nämlich die von MENDEL eigenhändig und sorgfältig geschriebene *Selbstbiographie* bei, jenes wichtige Dokument, das uns über den sonst so wenig sichergestellten Lebenslauf des Studenten und jungen Priesters authentische und zugleich neue Daten vermittelt.

Als daselbst das Gymnasium im Jahre 1840 absolviert  
 hatte, war es seine erste Sorge, sich das nöthige  
 Mittel zur Fortsetzung seiner Studien zu beschaffen.  
 Er suchte daselbst in Olmütz verschiedene (Kostfreie,  
 seine Eltern als Pächterlosen ungenügend), aber alle  
 seine Bemühungen blieben bei dem Mangel an  
 Leuten und Freistellungen erfolglos. Der Winter  
 über diese gescheiterten Hoffnungen und die lange  
 trüben Anstrengung, welche ihm der Winter darbot,  
 wirkten damals so mächtig auf ihn ein, daß er  
 nachankam, und zur Fortsetzung am Ende bei seinem El-  
 tern zubringen mußte.

In folgenden Jahren sah sich nicht, das akademische Ge-  
 schichte in der nämlichen Lage, weshalb, daß er in  
 Olmütz durch Nebenunterricht wenigstens seine Kosten  
 der Fortsetzung decken und somit seine Studien  
 fortsetzen konnte. Mit dem Aufwachen aller seiner  
 Kräfte gelang es, daselbst, die beiden Lehrgänge  
 der Philosophie zu absolvieren (Carlsruhe D. E. F. G.).  
 Der akademische Geschichtswissenschaft, daß es ihm nicht  
 möglich sei, solche Anstrengungen aufzuwenden zu un-  
 ternehmen, so sah sich dieser auf geanderten philosophischen

In meinen Mendelbuche <sup>1)</sup> habe ich einen grossen Teil dieser Selbstbiographie bruchstücksweise mitgeteilt. Auch wurde die ganze letzte Seite der Selbstbiographie auf einer Tafel in Faksimile reproduziert. In mehreren Besprechungen meines Buches wurde aber trotzdem der Wunsch ausgesprochen, die Selbstbiographie möge in extenso wiedergegeben werden. Ich komme diesem Wunsche umso lieber nach, als einerseits einige Stellen daraus in meinen Buche nicht aufgenommen wurden, andererseits das interessante Dokument nur als Ganzes einen abgerundeten Eindruck zu gewähren imstande ist. Im folgenden Wortlaut der Selbstbiographie <sup>2)</sup>:

#### LOEBLICHE K.K. PRÜFUNGS-COMMISSION!

Den hohen Verordnungen des Ministeriums für Cultus und Unterricht gemäss, unterbreitet der ehrfurchtsvoll Gefertigte eine kurze Skizze seines Lebens.

Derselbe ist (laut Beilage A) in Heinzendorf in Schlesien, wo sein Vater Besitzer eines kleinen Bauerngrundes war, im Jahre 1822 geboren. Nachdem er den Elementarunterricht in der dortigen Dorfschule und später an dem Piaristen-Collegium in Leipnik erhalten hatte, wurde er im Jahre 1834 am Troppauer k.k. Gymnasium in die Ite Grammatical-Classse aufgenommen. Vier Jahre später wurden die Eltern desselben durch mehrere schnell auf einander folgende Unglücksfälle gänzlich ausser Stand gesetzt, die nöthigen Studienauslagen zu bestreiten, und der ehrfurchtsvoll Gefertigte, damals erst 16 Jahre alt, kam dadurch in die traurige Lage, ganz allein für seine Erhaltung sorgen zu müssen. Er besuchte deshalb den Lehrkurs für „Schulkandidaten und Privatlehrer“ an der Kreis-Hauptschule in Troppau, und da er nach abgelegter Prüfung in dem Befähigungszeugnisse (Beilage B) bestens empfohlen wurde, gelang es ihm, während den Humanitäts-Stu-

<sup>1)</sup> Siehe Dr. HUGO ILTIS „Gregor Johann Mendel, Leben, Werk und Wirkung“. Jul. Springer, Berlin 1924, p. 12, Zeile 4 von unten bis p. 13, Zeile 7 von oben; p. 15, Zeile 21 bis Zeile 13 von unten; p. 16, Zeile 13 bis Zeile 9 von unten; p. 17, Zeile 11 bis 13 von oben; p. 18, Zeile 18 bis 15 von unten; p. 32, Zeile 9 bis 20 von oben; p. 34 Zeile 11 bis 1 von unten.

<sup>2)</sup> Die Orthographie wurde dem Originale getreu beibehalten.

dien durch Privatunterricht doch so viel zu erwerben, dasz er nothdürftig leben konnte.

Als derselbe das Gymnasium im Jahre 1840 absolviert hatte, war es seine erste Sorge, sich die nöthigen Mittel zur Fortsetzung seiner Studien zu sichern. Er machte deszhalb in Olmütz wiederholte Versuche, seine Dienste als Privatlehrer anzubieten, aber alle seine Bemühungen blieben bei dem Mangel an Freunden und Empfehlungen erfolglos. Der Kummer über diese getäuschten Hoffnungen und die bange, traurige Aussicht, welche ihm die Zukunft darbot, wirkten damals so mächtig auf ihn ein, dasz er erkrankte, und zur Erholung ein Jahr bei seinen Eltern zubringen musste.

Im folgenden Jahre sah sich endlich der ehrfurchtsvoll Gefertigte in die erwünschte Lage versetzt, dasz er in Olmütz durch Nebenunterricht wenigstens seine nothwendigsten Bedürfnisse decken und somit seine Studien fortsetzen konnte. Mit dem Aufwande aller seiner Kräfte gelang es demselben, die beiden Jahrgänge der Philosophie zu absolvieren (Beilage D, E, F, G). Der ehrfurchtsvoll Gefertigte fühlte, dasz es ihm nicht möglich sei, solche Anstrengungen noch weiter zu ertragen, er sah sich daher nach geendigten philosophischen Studien gezwungen, in einen Stand zu treten, der ihn von den bitteren Nahrungssorgen befreite. Seine Verhältnisse entschieden seine Standeswahl. Er verlangte und erhielt im Jahre 1843 die Aufnahme in das Augustiner-Stift St. Thomas in Altbrunn.

Seine materielle Lage war durch diesen Schritt eine ganz andere geworden. Mit der für jedes Studium so ersprießlichen Behaglichkeit der physischen Existenz kehrte dem ehrfurchtsvoll Gefertigten auch Muth und Kraft zurück, und er studierte die für das Probejahr vorgeschriebenen classischen Gegenstände mit vieler Lust und Liebe. In den freien Stunden beschäftigte er sich mit der kleinen botanisch-mineralogischen Sammlung, die ihm im Stifte zu Gebote stand. Seine Vorliebe für das Fach der Naturwissenschaft wurde immer grösser, je mehr er Gelegenheit fand, sich mit demselben vertraut zu machen. Obwohl derselbe bei diesem Studium aller mündlichen Anleitung entbehrte, und der autodidaktische Weg hier, wie vielleicht bei keiner andern Wissenschaft, äusserst beschwerlich ist und langsam zum Ziele führt: so hat doch

derselbe das Studium der Natur seit jener Zeit so lieb gewonnen, dasz er keine Anstrengung scheuen wird, durch Selbststudium und den Rath praktisch erfahrener Männer die noch vorhandenen Lücken auszufüllen. Im Jahre 1846 hörte derselbe auch die in diese Richtung gehörenden Vorträge über Oekonomie, Obstbaumzucht und Weinbau an der philosophischen Lehranstalt in Brünn (Beilage H, I, K).

Nach den im Jahre 1848 absolvierten theologischen Studien erhielt der ehrfurchtsvoll Gefertigte von seinem Hochw. H. Prälaten die Erlaubnis, sich für die philosophischen Rigorosen vorzubereiten. Als er im folgenden Jahre im Begriffe stand, sich den Prüfungen zu unterziehen, erging die Aufforderung an ihn, eine Supplentenstelle am k.k. Gymnasium in Znaim anzunehmen, und er folgte diesem Rufe mit Freuden. Er war seit dem Anfange seiner Supplirung nach Kräften bemüht, die ihm anvertrauten Gegenstände den Schülern auf eine leichtfaszliche Weise beizubringen, und hofft auch, nicht ohne Erfolg gewirkt zu haben, da er in dem Privatunterrichte, dem er durch 4 Jahre sein Brot zu verdanken hatte, hinreichend Gelegenheit fand, über die möglichen Leistungen der Schüler und die verschiedenen Grade der jugendlichen Fassungskraft Erfahrungen zu sammeln.

Der ehrfurchtsvoll Gefertigte glaubt hiemit eine kurze Zusammenfassung seiner Lebensgeschichte gegeben zu haben. Seine kummervolle Jugend lehrte ihn frühzeitig die ernsten Seiten des Lebens kennen, sie lehrte ihn auch arbeiten. Selbst während er die Früchte einer gesicherten Oekonomie genoss, blieb der Wunsch in ihm rege, sich seinen Lebensunterhalt auch verdienen zu können. Der ehrfurchtsvoll Gefertigte würde sich glücklich schätzen, wenn er den Anforderungen einer Loeblichen Prüfungs-Commission entsprechen und die Erfüllung seines Wunsches erreichen könnte. Er würde dann gewisz keine Mühe und Aufopferung scheuen, um seinen Pflichten auf das pünctlichste nachzukommen.

Znaim am 17ten April 850

GREGOR MENDEL  
Suppl. Professor  
am k.k. Gym. in Znaim.

Ich erlaube mir besonders auf eine Stelle der letzten Manuskriptseite aufmerksam zu machen, die zwar, wie erwähnt, in meinem Buche, im



Faksimile reproduziert, sonst aber nicht besonders hervorgehoben wurde. MENDEL erwähnt nämlich, dass er nach Absolvierung der Theologie sich zu den „Rigorosen“ vorbereitet habe und nur durch die Ernennung zum Supplenten in Znaim an der Ablegung der Prüfungen gehindert worden sei. Um *welche* Prüfungen es sich handelte, ob um die Rigorosen zur Erlangung des Doktorats oder um die staatlichen Lehramtsprüfungen, ist nicht festzustellen. Es wäre heutzutage wohl ganz unmöglich, ohne Dissertation und ohne Hochschulstudium zum Doktorat der Philosophie, bezw. der Naturwissenschaften anzutreten. Aber im Vormärz waren einem Geistlichen viele Wege geebnet und es ist immerhin nicht ausgeschlossen, dass MENDEL damals an die Doktorprüfungen dachte. Jedenfalls erhellt aus dieser Bemerkung, dass MENDEL schon seit 1848 mit systematischen philosophischen und naturwissenschaftlichen Studien begonnen hat.

## HAS WINGE PROVED THAT EROPHILA IS NOT APOGAMOUS?

by

J. P. LOTSY

ALEXIS JORDAN, as is generally known, had found that the numerous mikrospecies of *Erophila verna* are absolutely constant. Their origin was ascribed to mutation by DE VRIES, but ROSEN showed, that by crossing two of these mikrospecies with one another, he could obtain in  $F_2$  a large number of new types, some of which — and this is the most remarkable part of his results — immediately were constant.

There is still another peculiarity connected with *Erophila*-hybrids, to wit that they are not only — in most cases — difficult to obtain, but that they are, moreover, always accompanied by a smaller or larger number of plants, exactly like the one which was used as the mother in the cross.

In the year 1908 ROSEN made 7 crosses between different mikrospecies of *Erophila*, all of which produced exclusively plants like the mother, with the exception of the cross *E. cochleata*  $\times$  *radians* which, besides 33 plants like the mother, gave 7 hybrids.

In 1909 these experiments were repeated with the result that from the successful cross of the previous year 43 hybrids were now obtained, accompanied by but one plant like the mother, while of 4 other repeated crosses which in the previous year gave no results, one (*E. stelligera*  $\times$  *cochleata*) gave 5 hybrids, besides 12 plants like the mother, while the other 3 produced no certain hybrids either, although 5 plants which may have been hybrids were obtained from them; these, however, were very poorly developed and died before flowering.

Other species than those of 1908 were now, however, included in the experiments; 4 of these gave plants like the mother only, others gave, besides plants like the mother, uncertain hybrids only, uncertain either

while they did not flower or because the parents were so similar that hybrids were not or hardly distinguishable from them.

The following crosses were successful

	Plants like the mother	Hybrids	
<i>E. stelligera</i> × <i>cochleata</i>	12	5	} 6
The reciprocal cross of the one above	19	1	
<i>E. stelligera</i> × <i>elata</i>	11	1	} 1
The reciprocal cross	16	0	
<i>E. stricta</i> × <i>elata</i>	19	10	No reciprocal cross made.
<i>E. cochleata</i> × <i>radians</i>	1	43	The reciprocal cross was accidentally lost.
<i>E. cochleata</i> × <i>chlorina</i>	30	28	} 28
The reciprocal cross	8	0	
<i>E. cochleata</i> × <i>elata</i>	16	26	} 36
The reciprocal cross	15	10	

In all successful crosses therefore, except one, the number of plants like the mother was considerable and in most cases surpassed that of the number of hybrids obtained. The only case in which the number of plants like the mother was insignificant was the cross of *E. cochleata* × *radians* which produced 43 hybrids and but one plant like the mother. It is further significant that in the only other case in which hybrids were in the majority it was again this same species which was concerned.

As a matter of fact the difference between crosses in which *E. cochleata* was concerned and such in which it was not, was considerable.

#### CROSSES IN WHICH *E. cochleata* TOOK NO PART:

	Plants like the mother	Hybrids
<i>E. stelligera</i> × <i>elata</i> and reciprocally	27	1
<i>E. stricta</i> × <i>elata</i>	19	10

The hybrids obtained in the last cross were so sterile, however, that but one F<sub>2</sub> plant could be obtained, which was sterile also.

CROSSES IN WHICH *E. cochleata* TOOK A PART

	plants like the mother	hybrids
<i>E. stelligera</i> × <i>cochleata</i> and reciprocally	31	6
<i>E. cochleata</i> × <i>radians</i>	1	43
<i>E. cochleata</i> × <i>chlorina</i> and reciprocally	38	28
<i>E. cochleata</i> × <i>elata</i> and reciprocally	31	36

*E. cochleata* consequently was practically the only mikrospecies which gave fertile hybrids and of these only one, *E. cochleata* × *stricta*, not mentioned above, in which the hybrids could, on account of the similarity of the two parents, not be recognized with certainty, was fully fertile.

We therefore conclude that, *even in the case of E. cochleata, the F<sub>1</sub> hybrids were less fertile than the parents and were, with the exception of the cross E. cochleata × radians, always accompanied by a large number of plants like the mother; in all cases the F<sub>1</sub> hybrids were uniform.*

Of the hybrid *E. cochleata* × *radians* ROSEN obtained more than 100 F<sub>2</sub> plants, some sterile, others with reduced fertility, and in morphological characters also very diverse, *so that there was a very great segregation in F<sub>2</sub>.*

*Selffertilized F<sub>2</sub> plants, proved, in all cases, e.g. in the case of all more or less fertile forms among the F<sub>2</sub> plants, to be constant and to have gained full fertility.*

The most plausible explanation for this behaviour of course was, that these F<sub>2</sub> plants were apogamous.

The wild *Erophilae*, apparantly all fully fertile, might then, on this supposition, consist of normally sexual forms, of apogamous ones, which would explain why, in such cases as *E. tarda*, no hybrids could be obtained, and of forms which produced both haploid and diploid egg-cells, which would explain why, in crossing some species with one another, one obtained both hybrids and forms like the mother.

This supposition fitted in so well with the results obtained by ROSEN that one might have considered it as practically proved if ROSEN had only castrated the plants which be crossed.

This, however, he had not done, because the smallness of the flowers made this impracticable. As, however, the plants were *prologynous* and as ROSEN had always taken care to pollinate only such plants as had

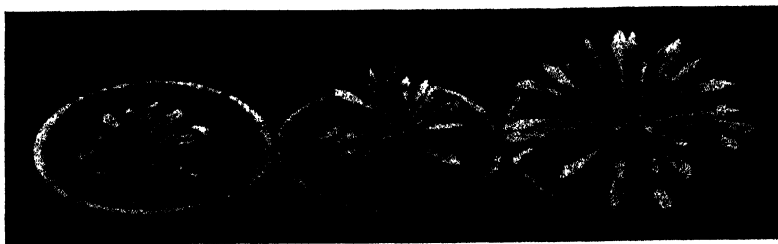


Fig. 1. 1920. From left to right: *E. cochleata* 2.1 *E. confertifolia* 46.3 (the  $F_1$  plant considered to be the hybrid of *cochleata*  $\times$  *violaceo-petiolata*).  
*E. violaceo-petiolata* 3.3.

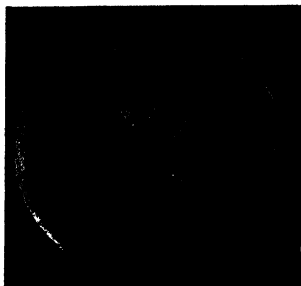


Fig. 2. *E. cochleata*  
1921. 160.7

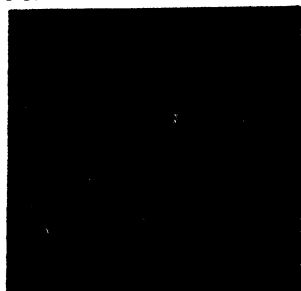


Fig. 3 *E. violaceo-petiolata* 1921. 161.8

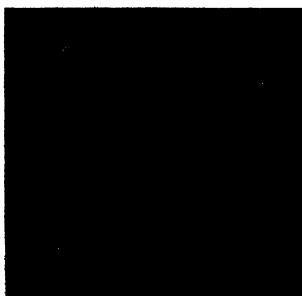


Fig. 4. *E. confertifolia* 1921. 162.12 Child of 1920. 46.3



Fig. 5. 1921. Polyphyllous abnormal forms; from left to right: *E. cochleata* 160.25. *E. confertifolia* 162.15. *E. violaceo-petiolata* 161.22

certainly no pollen on the stigma (proved by careful examination with the aid of a binocular) and as, moreover, ROSEN was known to be an exceedingly careful worker, the probability was that the explanation of apogamy was indeed the most acceptable one.

All the same, the non castration and the therefore possible self-pollination could still account for the presence of plants like the mother among the members of the  $F_1$  generation obtained by crossing two mikrospecies. As good luck would have it that I happened to find in 1919 a form of *Erophila* with comparatively large flowers, a form which I baptized — on account of its similarity to ROSEN's *E. cochleata* — *E. cochleoides*, I resolved to try to castrate it and to subsequently cross it with a very different mikrospecies which I found growing near it and which I named *E. violaceo-petiolata*.

The castration, executed under the magnifying glass, proved to be possible, provided that one wetted the still unopened anthers, one by one, by means of a drop of water suspended from the sharpened point of a match, in order to prevent them from shedding their pollen during the operation.

Contrôle-experiments, in which the castrated flowers were not pollinated, gave no seeds, so that I had good hope that *E. cochleoides*, would be a normally sexual mikrospecies, which, after crossing with *E. violaceo-petiolata*, would produce hybrids.

The result however was contrary to expectations; of 201 plants raised but one was intermediate between the parents and therefore could be considered as a hybrid, while all the other ones — except an abnormal one — were exactly like the mother.

No other explanation appeared to me to be possible than that *E. cochleoides* was a prevalently apogamous form, which however — as the one hybrid obtained showed — produced a few normally sexual eggcells.

The apogamy of *Erophila* could however not be of the kind known from *Hieracium*, *Taraxacum* and similar forms, requiring no pollination whatever, but had to be of the same kind as that of *Rubus*, e.g. apogamy requiring the stimulus of pollination.

I therefore concluded, it seemed to me on excellent grounds, that *E. cochleoides* was induced apogamous, feeling confident that I had taken all precautions against accidental fertilization by keeping the castrated plants in a glass house protected against insects by fine wire gauze, and by removing all flowers, except those to be castrated, previous to the

operation to prevent them from accidentally pollinating the castrated ones.

However, to make assurance doubly sure, I begged Prof. WENT of the University of Utrecht, to induce one of his students to investigate my material cytologically which was done by Mr. BANNIER, who made it the subject of his doctor-dissertation.

BANNIER found, that each of the two species crossed, as well as the supposed hybrid of the two, formed, besides apparently normal pollen, aborted one, but that even the normal pollen could not be induced to sprout, while no pollentubes were either found on the stigmata except on 4 of them, which however had died before reaching the ovula.

Moreover the reduction division in all three forms starts in the embryosac, as usually, it is true, but is not completed so that the eggcell obtains a diploid nucleus and forms the embryo without fertilisation, all three plants therefore being apogamous.

My conclusion as to the existence of apogamy was therefore fully confirmed and subsequently accepted by ROSEN, who adds that he now believes that some of his species also, so for instance *E. tarda*, from which he had never been able to obtain hybrids, were apogamous.

As to the one plant which I had considered to be a hybrid, the question was doubtfull, because according to BANNIER *E. cochleoides* should have 12 chromosomes in its diploid eggcells, and *E. violaceo-petiolata* 6 in its pollengrains, so that a hybrid between them should either possess 18 or 12 chromosomes depending on whether a diploid or an eventually formed haploid eggcell were fertilized.

The form in question, however, appeared to have 24 chromosomes, so that BANNIER concluded, that it could not be a hybrid between the two species used, but was the product of a seed of some other species, accidentally got into my cultures.

This indeed, judging by the result of the cytological investigation, looked probable, although it remained curious that accidentally introduced species should happen to be intermediate between the two species crossed.

However, BANNIER took this view and named my supposed hybrid *Erophila confertifolia*.

After the appearance of BANNIER's paper, Prof. WINGE of Copenhagen wrote to me that he thought that this *E. confertifolia* after all might really be a hybrid of the two species crossed, but which had

doubled the chromosomes received from the parents and begged me to send him seeds of those two species, which I did. Unfortunately only those of *E. violaceo-petiolata* germinated, but Prof. WENT sent him some of the seeds of *E. cochleata* from BANNIER's cultures, which had been obtained from seeds of mine.

Both microspecies therefore were now accessible to WINGE and he investigated them cytologically. The result was that WINGE found quite other chromosome numbers than BANNIER, notwithstanding that both determined them at the reduction in the pollenmothercells.

These different findings were:

	<i>E. cochleoides</i> (haploid number)	<i>E. confertifolia</i> (haploid number)	<i>E. violaceo-petiolata</i> (haploid number)
BANNIER	6	12	6
WINGE	7	15	32

From his results WINGE concludes that *E. confertifolia* is indeed a distinct mikrospecies, accidentally got into my cultures, as a hybrid between the two species crossed should have 39 instead of 30 chromosomes. Before accepting this conclusion we must however keep in mind that the somatic number of chromosomes of *E. confertifolia* was *not* determined and that, if it really were a hybrid between the two species in question it should have to produce pollengrains with different numbers of chromosomes as 39 is not dividable by 2 so that the formation of pollen with 15 chromosomes, unless this number occurred in *all* pollengrains, would not prove that it was no hybrid.

Also the series 7, 15, 32 somehow does not look a very natural one, while moreover WINGE had previously determined the chromosome-number of *E. violaceo-petiolata* as approximately 35, although he added that further investigation would be necessary to be quite sure as to their number; moreover, two chromosomes of *E. confertifolia* are so much larger than the other ones, that an explanation of these seems to me desirable. A series 7, 14, 35 would look very much better.

However this may be, after WINGE's results, I will not deny that the supposed hybrid may very well have been an accidental admixture and that WINGE's explanation that its intermediateness between the two forms crossed may simply be due to the fact that these were extreme forms, is not improbable either.

WINGE, however, goes further and concludes that there is no question of apogamy among the forms investigated.



Let us therefore see what, in view of the results obtained by ROSEN and me, is required to prove this contention.

- a. that a regular reduction division takes place in the embryosac mothercell, culminating in the production of a haploid eggcell, contrary to BANNIER's finding that no such reduction takes place.
- b. that castrated flowers crossed with pollen of another species produce hybrids only and no plants like the mother-species besides them.
- c. that the forms thus obtained and considered to be hybrids, had a number of chromosomes equal to the sum of the haploid number of the parents.

The first point has not been investigated by WINGE. He appears to think it sufficiently refuted by pointing out that the apparently aborted pollengrains, which BANNIER considers as additional evidence of apogamy, may have been due to faulty fixation.

As to the second point, WINGE made the following experiments.

*E. cochleoides*

5 flowers castrated and pollinated by *E. violaceo-petiolata*: 45 seeds, of which, apparently but few were good.

*E. confertifolia.*

15 flowers castrated. What happened with 13 of these is not mentioned, 2 were crossed with *E. viol.-petiol.* but gave no seeds.

*E. violaceo-petiolata.*

- α. 8 flowers castrated, 7 not pollinated: no seeds; 1 selffertilized: 7 seeds.
- β. 10 flowers castrated, all crossed with *E. cochleoides*: 1 capsule with 10 seeds, 1 with 2.
- γ. 2 flowers castrated, both crossed with *E. confertifolia*: 20 seeds, which however did not germinate.

So far the results agree with mine, for so far as they deal with the microspecies which I used, to wit that no pollination gives no seeds while pollination either with own or with foreign pollen does give seeds.

*The point in question however is, in view of ROSEN's and my results, whether the crosses produce seeds from which no other plants than hybrids arise, or whether exclusively plants like the mother or, besides these, hybrids can be obtained.*

As the seeds from the cross *E. violaceo-petiolata* × *confertifolia* did not germinate and the reciprocal cross gave no seeds, the only seeds

available were 45 seeds from the cross *E. cochleoides*  $\times$  *violaceo-petiolata* — the cross, therefore, which I made — many of which, however, looked bad and 12 seeds of the reciprocal cross, which I had not made.

Of the first cross a „few” seeds sprouted, of the reciprocal crosses „some”; numbers are not given. Unfortunately most of them perished, while the germinations were still very small, by attacks of insects in the cold frame in which the pots, which contained them, had been placed.

These pots were subsequently brought into the house and from them were obtained: from the cross *E. violaceo-petiolata*  $\times$  *E. cochleoides*, 2 plants, *which at first resembled the mother*, but after a while differed from it, as both plants formed an enormous number of leaves without coming into flower. Of the reciprocal cross one plant only was obtained, which looked very much like the two just mentioned.

WINGE considers these plants as hybrids, because late in the summer a couple of small inflorescences were produced from them, in which more than 4 pollengrains were produced from a pollenmothercell, while the pollengrains were of very different size.

I have grave doubts as to the hybrid nature of these plants, however, as I know that similar polyphyllous plants occur in any extensive culture of *Erophila*'s, no matter whether these are self-pollinated or not. Their habit is the result of unfavorable conditions whether merely physiological or pathological ones I do not know.

Among my old photo's I find such plants (here reproduced in fig. 5) of which the central one (in an  $F_2$  culture of *E. confertifolia*) greatly resembles the plants pictured by WINGE: a comparison with a normal *E. confertifolia* of the same culture (Fig. 4) shows how much it differs from it.

As long as WINGE, therefore, has not proved by cytological investigations that his polyphyllous forms really are hybrids, I can not accept them as such. And, even if they were hybrids, the question at issue would not be settled, because I have never maintained that *E. cochleata* was completely apogamous, but only that it appeared to produce diploid eggcells in the majority, as results from the fact that I took one form obtained from the cross of *E. cochleata*  $\times$  *E. violaceo-petiolata* for a real hybrid.

Proof of non-existence of apogamy therefore required, in the first place, absence of plants like the mother in the  $F_1$  obtained from crossed

castrated flowers, and as most of the  $F_1$  generation, which WINGE tried to raise, perished at a very early age, plants like the mother may very well have been among them.

Although WINGE therefore has not proved that there is no apogamy among *Erophila*'s he has brought the important point to light that among them there are jordanons (mikrospecies) with different chromosome-numbers.

The segregation in  $F_2$ , observed by ROSEN, which could not very well be brought into line with normal mendelian numbers, therefore probably was due to irregular chromosome distribution in hybrids between species with different chromosome-numbers.

Possibly the constancy of the more or less fertile  $F_2$  plants may be explained in some such way as elimination of chromosomes, or by indirect chromosomebinding in the sense of WINGE, but the fact that the  $F_2$  plants are fully fertile, in contradistinction to their  $F_2$  parents and yet are perfectly identical with them, still seems to me to find its simplest explanation in apogamy.

The fact however that WINGE found chromosome-numbers so different from those found by BANNIER, reopens the question as to the existence or non-existence of apogamy among the *Erophilae*; neither its existence nor its non-existence is at present proved.

## LITERATURE

1864. JORDAN, A. Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues. Tome I. Paris.
1873. JORDAN, A. Remarques sur le fait d'existence en société, à l'état sauvage, des espèces affines. Lyon.
1889. ROSEN, F. Systematische und biologische Beobachtungen ueber *Erophila verna*. Bot. Ztg. Bd. 47.
1906. HUGO DE VRIES. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin.
1910. HUGO DE VRIES. Ueber Bastarde zwischen elementaren Arten van *Erophila verna*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 28.
1911. HUGO DE VRIES. Die Entstehung der elementaren Arten van *Erophila verna*. Cohn's Beiträge z. Biologie der Pflanzen.
1923. BANNIER, J. P. Untersuchungen ueber apogame Fortpflanzung bei einigen elementaren Arten von *Erophila verna*. Rec. des travaux botaniques néerlandais 20.
1925. ROSEN, F. Das Problem der *Erophila verna*. Bibliographia Genetica I.
1926. WINGE, OE. Das Problem der JORDAN-ROSEN'schen *Erophila*-Kleinarten. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen.

# FURTHER DATA ON THE SELF- AND CROSS- INCOMPATIBILITY OF VERBASCUM PHOENICEUM

by

DR. M. J. SIRKS

Instituut voor plantenveredeling, Wageningen

A research into the genotypical nature of self- and cross-incompatibility of *Verbascum phoeniceum* was begun in 1913 and had led to some preliminary conclusions which I published in 1917. This species is a very favourable one for the study of incompatibility; flowers are formed in abundance; the period of flowering is a rather long one; the capsules contain a great many seeds; castration and handling the pollen is very easy; the plant is a perennial, it can be propagated vegetatively and can reach an age of more than fifteen years, so that a comparison of results in succeeding years and in doubtful cases repetition of the same cross on a larger scale is very well possible.

Pseudofertility, i.e. end-season-self-compatibility, as observed by EAST in *Nicotiana*, does not occur in *Verbascum*; only very young buds, immediately after the opening of the flower, can be self-pollenized with any sort of success; so that if one takes care not to use flowers, which are younger than one day, every possibility of selffertilization is excluded.

In my earlier paper (1917), some statements were derived from the behaviour of an  $F_1$ -generation, consisting of 46 plants which was the offspring of one pair of self-incompatible parents; they may be summarized as follows:

Crosses between different plants give in most cases a positive result; a number of plants, however, showed to be cross-incompatible.

Reciprocal crosses generally give the same result, but in a rather great number of cases differences between the crosses may be observed, the one pollination being successful, the reciprocal one however unsuccessful.

The constitution of the  $F_1$ -generation is very complicated; a classification into groups of individuals, the behaviour of which was identical, could not be made. No two individuals were found, which gave the same results in their crosses with the other plants of this  $F_1$ -generation.

Among the  $F_1$ -plants there seemed to be some individuals (numbers 1 and 22), which when used as male parents, gave positive pollinations only in exceptional cases, while as female parents these plants were compatible to their sibs in a great number of successful pollinations. Inversely, other plants (numbers 19 and 29) used as males were more compatible to the remaining  $F_1$ -individuals, while a great many times they failed to fruit as female parents.

These conclusions were rather controversial to those of other writers; the regularities observed by CORRENS a.o. could not be corroborated. The simple mendelian interpretation which he gave, consequently did not appear to be the right one. My own data, however, were rather incomplete, as they were derived from the  $F_1$ -generation only. Both in CORRENS's studies and in my experiments there were moreover a number of doubtful cases; the same pollination of four flowers for instance, gave now two positive and then again two negative results so that a decision as to their real character was very difficult. A further study of the question was therefore desirable.

A very great difficulty, met with in the  $F_1$  was the practical impossibility to make all combinations between the 46 individuals on a satisfactory number of flowers. From these 46 plants therefore twenty were selected, and with these twenty plants all the possible crosses and selfings were made on four flowers. When the results of these 4 pollinations were the same, they allowed of a decision as to the character of these pollinations; when however one or two pollinations turned out to differ from the others, the pollination was repeated, in some cases even on as many as ten flowers. The character of practically all combinations could so be determined; in the later generations, however, some crosses remained doubtful even when the number of pollinations was increased to 10, these were then described as „slight success". The perennial nature of the plants was a very favourable circumstance in such cases; every combination that could not be made in the first year, or gave a doubtful result, could be repeated in later years.

Since my first publication, the work has been extended until the seventh generation, each of which consisted of twenty plants; the  $F_1$  was grown in 1915 and the next generations in the following years:  $F_2$  1916;  $F_3$  1917;  $F_4$  1918;  $F_5$  1919;  $F_6$  1920 and  $F_7$  1921. Until 1924 crosses between these individuals were made; for the sake of other researches the experiments have now been discarded. I therefore wish to publish here the data in full; the conclusions, drawn from these results will be added very summarily, as I shall discuss the main points in connection with the results of other workers in another paper (1926a).

The complete results of the  $F_1$ -generation (Table I) seemed to corroborate my previous conclusions; the numbers 1 and 22 indeed gave more positive results when used as females than they produced as male parents; the numbers 19 and 29 behaved themselves inversely (cf. Table XI). From these the plants 1 and 19 were selected as parents for one  $F_2$ -generation (Table II); here again the same irregularity was observed; no two plants turned out to be identical, while some of them (11 and 17) seemed to possess a stronger „male”, others a more distinct „female” (14 and 18) character. Another  $F_2$ -generation (Table III), also consisting of 20 plants, was obtained by crossing 19 with 22; the results were again the same. On the whole a mass of complicated irregularities; one plant (number 8) gave more positive results when used as a female parent, another (number 11) was more productive as a male parent.

One  $F_3$ -family was obtained by crossing these extreme individuals, and as is shown in Table IV here again the same state of things was found; a lack of any regularity stood in the way of the interpretation of the phenomena along mendelian lines. In this  $F_3$ -family, however, such characteristic extreme forms, as found in the first two generations, were absent; the most distinct „female” plant was number 19, which used as a female, gave 13 positive results of the twenty possible ones, as a „male” parent 8 successful combinations.

As the selection of extreme „male” and „female” individuals from the former generations seemed to give a most complicated offspring, the method of selecting parents for  $F_4$ -generations was now changed; two  $F_4$ -generations were grown from the numbers 5 and 13 from the  $F_3$ -generation in both reciprocal ways. Regarding the „male” or „female” character, both these  $F_3$ -plants seemed to be indifferent: number 5 had given, as a male, 12, as a female 11 successful combina-

tions out of the twenty possible ones; number 13 produced as a male 10, as a female 12 positive results. The constitution of these  $F_4$ -families can be seen from Tables V and VI. In the first  $F_4$ -generation, family 1918. 3 21, there appeared 2 groups of identical individuals; one consisting of 3 individuals (numbers 3, 13 and 18), the other of two plants (numbers 5 and 6). The identity of these individuals appeared not only in their crosses with the other plants of the same family, but also in backcrosses with both parents. Regarding their behaviour towards the individuals of both these groups, the remaining 15 plants could be grouped again in two classes, but in intercrosses these plants showed again the same irregularities, as observed in the previous generations.

In the second  $F_4$ -generation, family 1918. 322 again two groups of identical individuals were observed, each consisting of two plants. The remaining 16 plants when crossed with individuals of these two groups, gave all the same results, but in intercrosses again a mass of confused data were found.

As it seemed probable, that the constitution of the individuals, which belonged to the separate groups, would be a simpler one than that of the irregular plants, I selected two parents from these groups (family 1918. 321, numbers 3 and 5) for breeding a fifth generation, grown as family 1919. 44 (Table VI). A clearer insight in their behaviour was thus obtained: among the twenty plants of this  $F_5$ -generation three distinct groups, each of 3 individuals, could be found, while the remaining eleven plants again produced rather irregular results. The crosses between plants of these three groups were, however, especially important, as they brought to light, that the difference in reciprocal crosses is not an individual phenomenon, but a character of whole groups. All the plants of group 5 etc. used as males in pollinating those of group 8 etc. gave positive results, while all the reciprocal crosses turned out to be negative.

As parents for breeding the  $F_6$ -generations, one plant from each of these three groups was selected: two  $F_6$ -generations were grown, one from plant 9 as a female and number 5 as a male, and one from 9 as a seedparent with 10 as a pollenparent.

Both these  $F_6$ -families, 1920. 547 and 549, turned out to consist of four sharply distinguishable groups, each containing only self-incompatible and intra-incompatible individuals, while the intercrosses be-

tween plants belonging to different groups behaved differently. These different results can be seen from tables VIII and IX: in family 547 there were two cases out of 6, of differences between reciprocal group-crossings, and two cases also of differences between the eight possible reciprocal backcrosses of these groups with the  $F_6$ -parents. In family 549 this difference was more prominent still; out of six reciprocal combinations between these groups, five gave different results; out of the eight backcrosses with the  $F_6$ -parents, four of them behaved inversely in the reciprocal crosses. Almost all the crosses gave doubtless results, so that the division into groups in these  $F_6$ -generations was a very clear one. There remained, however, a few cases of slight success, while one cross (family 549: 6 female  $\times$  4 male) produced ten unsuccessful pollinations, while a positive result should have been expected.

A seventh generation was grown to get still more certainty on this point; as  $F_6$ -parents the numbers 8 and 3 of family 549 were chosen, and this  $F_7$ -generation was grown as family 1921. 129. The case was so much the more interesting, as the reciprocal crosses between these  $F_6$ -parents were different; 8 male  $\times$  3 female gave no successful pollinations, while the seed used was obtained from the reciprocal cross 3 male  $\times$  8 female.

The composition of this  $F_7$ -generation (Table X) was somewhat different from that of the family 549, from which the parents were selected; two backcrosses with the parents showed reciprocal differences while the other six behaved identically in both directions; two intercrosses between the four groups were reciprocally inverse, while the other four produced the same reciprocal results.

The continuation of the experiments has thus produced the important result, that the irregularities observed in the first three generations have been removed by the selection of favorable plants, while from the  $F_4$ -generation on, a distinct classification dawned. In the sixth generation all the individuals could be grouped into four classes of intra-incompatible nature, while the intercrosses between plants belonging to different classes could produce positive as well as negative effects. The differences between reciprocal crosses were established to be a character of groups, not of individuals.

On the whole, the data obtained in the sixth and seventh generations, are wholly in accord with the hypothesis of oppositional factors,



as supposed first by PRELL (1921) and since adopted by EAST and MANGELSDORF (1925). This hypothesis has the following leading thought: In every diploid organism, which is self-incompatible, there are two oppositional factors, let us say  $s_1$  and  $s_2$ , which in the style inhibit the growth of pollen-tubes possessing one of these factors. Consequently flowers from a plant with the formula  $s_1s_2$  can only be fertilized by pollengrains, which either do not possess any  $s$ -factors at all, or if they do so, others than  $s_1$  or  $s_2$ , so for instance  $s_3$  or  $s_4$ . Self-fertilization is thus out of the question, and cross-fertilization only possible with organisms, which are not also  $s_1s_2$ .

A slight extension however of this hypothesis is necessary; the supposition is not sufficient for an explanation of the differences between the reciprocal crosses, and these differences may now be considered to exist really. EAST thinks, that he may assume for instance in an  $s_1s_2$ -plant the growth of  $s_1$ -pollen by way of exception, from which homozygous  $s_1s_1$ -plants are produced. Such  $s_1s_1$ -plants crossed with  $s_1s_2$ -individuals show a difference in reciprocity;  $s_1s_1$  as a male with  $s_1s_2$  as a female is incompatible, inversely the cross is compatible.

In my opinion however another solution is more probable; namely the supposition, that for instance  $s_1$ -pollen is incompatible not only in an  $s_1$ -style, but also in an  $s_2$ -style, while inversely  $s_2$ -pollen can function in an  $s_1$ -style.

The schemes, added to the tables VIII-X, show that this theoretical explanation is wholly in accord with the experimental data obtained in the sixth and seventh generations, so that in principle the hypothesis of PRELL-EAST and MANGELSDORF can be accepted as the right one.

There remains however another problem, not yet solved sufficiently. The regularities, as explained by the hypothesis of oppositional factors, did not appear before the  $F_4$ -generation, and even the explanation of the data, found in this generation and those of the  $F_5$  cannot be given along the lines indicated. In the earlier generations there must be a series of other oppositional factors, which are combined in pairs in every diploid organism, but the probability must be accepted, that each diploid organism in these generations had formed a number of genotypically different gametes, each possessing another oppositional factor, or combination of factors.

So we may suppose:

1. that these factors were present in the individuals of the earlier

generations as a series of multiple factors and that by means of loss-mutations the continuous sib-mating has expelled most of them, while one pair of such factors only is left, or

2. that the original parents of the earlier generations possessed one pair only, and that this pair of factors has produced after segregation a series of multiple allelomorphs, differing quantitatively, while by the selection of favourable individuals, only plants possessing a pair of very little differing factors were used to breed the sixth and seventh generations.

In my opinion this last suggestion has more probability than the first one. A further discussion of this antithesis of multiple allelomorphs versus multiple factors will be given in an other paper (1926b).

## LITERATURE CITED

- EAST, E. M. and A. J. MANGELSDORF, 1925. — A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants (Proceed. nation. Acad. Sciences Washington. XI. 1925. p. 166—171).
- PRELL, H., 1921. — Anisogamete, Heterogamete und Äthogamete als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. (Archiv für Entwicklungsmech. der Organismen. XLIX. 1921. p. 463—490).
- PRELL, H., 1921. — Das Problem der Unbefruchtbarkeit. (Naturwiss. Wochenschrift. N. F. XX. 1921. p. 440—446).
- SIRKS, M. J., 1917. — Stérilité, auto-inconception et différenciation sexuelle physiologique. (Archives néerland. Sc. exactes et natur. Série IIIB. Tome III. p. 205—234).
- SIRKS, M. J., 1926 — a. The genotypical problems of self- and cross-incompatibility. (Paper, read at the International Conference on Flower- and Fruitsterility, held at New-York, August 12—14, 1926).
- SIRKS, M. J., 1926. — b. Multiple allelomorphs versus multiple factors. (Paper, read at the Fourth International Botanical Congress, held at Ithaca (N. Y.) August 16—23, 1926).

TABLE I.

## VERBASCUM PHOENICEUM

F<sub>1</sub>-generation. Family 1914. 1022.

+ successful pollinations.

— unsuccessful pollinations.

s slight success.

Ma-

Ma-

	A	B	1	2	4	5	6	8	11	12	15	19	22	24	28	29	33	34	38	40	41	42
A	—	+	—	+	—	+	—	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+	—	—	+	+	+
B	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	—	—	+	+	+	+	—	+	+	+
1	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
2	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	—
4	+	+	—	+	—	—	—	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	—	+	—	—
5	+	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
6	—	+	—	+	—	+	—	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+
8	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	—	+	+	—	—	+	+	—	—	—	+
11	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	+	—
12	+	+	+	+	—	+	+	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	+	—	—	+	—
15	+	+	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—
19	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	+	—	—
22	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+	—	—	+	+	+	+
24	+	+	—	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
28	+	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	+	+	+
29	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
33	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+	+	+	+
34	+	—	—	+	+	—	—	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—
38	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	—	+	+	+	—	—	—	+	+
40	+	+	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	+
41	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+	+	+	+	—	+
42	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	+	—	+	+	+	+	+	—
Females																						
3			—																			
7	+	—											+	—			+					
9	+		+										+				+					
10	+	+												—								
13		—	—											+	—				+			
14	+	+	—											+	—							
16	+	+	—																			
17		—											+	+					+			
18	+	+																	+			
20	+	—	—										+	—								
21	—	—											+	+			+	+				
23			+										+						—			
25	+	+												—								
26		—	—										+						+			
27	+													—					+			
30	+	+	—										+	—					+			
31	—	+	—										+	—					+			
32	—	—	—										—	+								
35	—	+	—										+	—					—			
36	+	—	—																+			
37	—	—											+	—					+			
39	+	+	—										—	—					+			
43	—	+	+										+	—					+			
44	+	—																				
45	—		+											—								
46		+	—										+						+			

1913. 90. 1 × 90. 4.

es.

3	7	9	10	13	14	16	17	18	20	21	23	25	26	27	30	31	32	35	36	37	39	43	44	45	46	A	B
+	-	-	-	+	+		+	-		+		+	-		+	-	-	+		+		+	-	+	+		
-			+		+		+	-		+		+		-	+		+	+	-	+		-		+	-		
+			+		+	+	+	-		+	-	+	+	-				+	-	+		-					
																											1
																											2
																											4
																											5
																											6
																											8
																											11
																											12
																											15
																											19
																											22
																											24
																											28
																											29
																											33
																											34
																											38
																											40
																											41
																											42
																											3
																											7
																											9
																											10
																											13
																											14
																											16
																											17
																											18
																											20
																											21
																											23
																											25
																											26
																											27
																											30
																											31
																											32
																											35
																											36
																											37
																											39
																											43
																											44
																											45
																											46





TABLE IV.

VERBASCUM PHOENICEUM. 1916. 32. 11  $\times$  32.8.F<sub>3</sub>-generation Family 1917. 58.

+ successful pollinations

— unsuccessful pollinations

s slight success

		Males																			
		32	58.....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
32	11	8	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
58.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

F e m a l e s









TABLE VIII.

## VERBASCUM PHOENICEUM. 1919. 44.9 × 44.5.

F<sub>2</sub>-generation. Family 1920. 547.

+ successful pollinations.

— unsuccessful pollinations.

s slight success.

Males																								
		44		547					.....					.....					.....					
		9	5	5	7	10	12	14	6	11	18	2	8	9	13	16	17	20	1	3	4	15	19	
44.	9	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	5	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
547.	5	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	7	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	10	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	s	+	+	+	+	
	12	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	s	+	
	14	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	s	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
F	6	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
e	11	+	+	+	+	+	s	+	—	—	—	+	+	+	s	+	+	+	+	+	+	+	+	
m	18	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
a	2	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
l	8	—	—	—	—	—	—	—	+	s	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
e	9	—	—	—	—	—	—	s	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
s	13	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	s	+	
	16	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
	17	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
	20	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
	1	+	+	+	+	+	+	+	—	s	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	
	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	
	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	
	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	
	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	

TABLE VIII (continued).

## THEORETICAL EXPLANATION

F<sub>2</sub>-parents 44.9 s<sub>1</sub>s<sub>2</sub> and 44.5 s<sub>2</sub>s<sub>6</sub>F<sub>2</sub>-generation s<sub>1</sub>s<sub>2</sub> + s<sub>1</sub>s<sub>6</sub> + s<sub>2</sub>s<sub>5</sub> + s<sub>2</sub>s<sub>6</sub>s<sub>1</sub>-pollen incompatible in s<sub>1</sub>- and in s<sub>2</sub>-styles

## Males

		44.9 s <sub>1</sub> s <sub>2</sub>	44.5 s <sub>2</sub> s <sub>6</sub>	5 etc. s <sub>1</sub> s <sub>5</sub>	6 etc. s <sub>1</sub> s <sub>6</sub>	2 etc. s <sub>2</sub> s <sub>5</sub>	1 etc. s <sub>2</sub> s <sub>6</sub>
	44.9 s <sub>1</sub> s <sub>2</sub>	—	+	+	+	+	+
F	44.5 s <sub>2</sub> s <sub>6</sub>	+	—	+	+	+	+
e	5 etc. s <sub>1</sub> s <sub>5</sub>	+	+	—	+	+	+
m	6 etc. s <sub>1</sub> s <sub>6</sub>	+	+	+	—	+	+
a	2 etc. s <sub>2</sub> s <sub>5</sub>	—	+	—	+	—	+
l	1 etc. s <sub>2</sub> s <sub>6</sub>	—	+	+	—	+	—



TABLE IX (continued).

## THEORETICAL EXPLANATION

F<sub>5</sub>-parents 44.9 s<sub>1</sub>s<sub>2</sub> and 44.10 s<sub>2</sub>s<sub>4</sub>F<sub>6</sub>-generation s<sub>1</sub>s<sub>3</sub> + s<sub>1</sub>s<sub>4</sub> + s<sub>2</sub>s<sub>3</sub> + s<sub>2</sub>s<sub>4</sub>s<sub>1</sub>-pollen incompatible in s<sub>1</sub>- and in s<sub>2</sub>-styless<sub>2</sub>-pollen incompatible in s<sub>3</sub>- and in s<sub>4</sub>-styles.

## Males

		44.9	44.10	8 etc.	2 etc.	1 etc.	3 etc.
		s <sub>1</sub> s <sub>2</sub>	s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>	s <sub>1</sub> s <sub>3</sub>	s <sub>1</sub> s <sub>4</sub>	s <sub>2</sub> s <sub>3</sub>	s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>
F e m a l e s	44.9						
	s <sub>1</sub> s <sub>2</sub>	—	+	+	+	+	+
	44.10						
	s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>	+	—	+	+	+	+
	8 etc.						
	s <sub>1</sub> s <sub>3</sub>	+	+	—	+	+	+
	2 etc.						
	s <sub>1</sub> s <sub>4</sub>	—	+	—	—	+	+
	1 etc.						
	s <sub>2</sub> s <sub>3</sub>	—	+	—	+	—	+
	3 etc.						
	s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>	—	—	—	—	—	—

TABLE X.

VERBASCUM PHOENICEUM, 1920. 549. 8 x 549. 3.

F<sub>7</sub>-generation Family 1921. 129.

+ successful pollinations.

— unsuccessful pollinations.

s slight success.

[illegible]

TABLE X (continued).

## THEORETICAL EXPLANATION

F<sub>4</sub>-parents 549.8 s<sub>1</sub>s<sub>3</sub> and 549.3 s<sub>2</sub>s<sub>4</sub>F<sub>4</sub>-generation s<sub>1</sub>s<sub>3</sub> + s<sub>1</sub>s<sub>4</sub> + s<sub>2</sub>s<sub>3</sub> + s<sub>2</sub>s<sub>4</sub>s<sub>1</sub>-pollen incompatible in s<sub>1</sub>- and in 2<sub>2</sub>-styless<sub>2</sub>-pollen incompatible in s<sub>2</sub>- and in s<sub>4</sub>-styles

## Males

	549.8 s <sub>1</sub> s <sub>3</sub>	549.3 s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>	1 etc. s <sub>1</sub> s <sub>3</sub>	2 etc. s <sub>1</sub> s <sub>4</sub>	4 etc. s <sub>2</sub> s <sub>3</sub>	6 etc. s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>
549.8						
s <sub>1</sub> s <sub>3</sub>	--	+	+	+	+	+
549.3						
s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>	—	—	—	—	—	—
1 etc.						
s <sub>1</sub> s <sub>2</sub>	+	+	—	+	+	+
2 etc.						
s <sub>1</sub> s <sub>4</sub>	—	+	+	—	+	—
4 etc.						
s <sub>2</sub> s <sub>3</sub>	—	+	—	+	—	+
6 etc.						
s <sub>2</sub> s <sub>4</sub>	+	+	+	+	+	—



TABLE XI.

SUCCESSFUL POLLINATIONS WITH ALL THE PLANTS OF  
THE SUCCESSIVE GENERATIONS, USED AS MALES  
AND AS FEMALES.

	F <sub>1</sub> 1022			F <sub>2</sub> 31			F <sub>2</sub> 32			F <sub>3</sub> 58			F <sub>4</sub> 321		
	m	f		m	f		m	f		m	f		m	f	
1	4	16	1	16	16	1	14	14	1	13	12	1	10	11	
2	13	11	2	13	16	2	14	15	2	9	6	2	13	12	
4	12	12	3	10	15	3	12	16	3	13	14	7	14	12	
5	11	10	4	16	14	4	14	16	4	10	12	8	13	11	
6	11	12	5	11	13	5	16	15	5	12	11	9	16	9	
8	7	9	6	15	13	6	14	15	6	9	13	12	12	12	
11	10	10	7	16	16	7	12	15	7	13	9	14	16	7	
12	11	14	8	13	14	8	18	4	8	14	13	15	11	16	
15	12	9	9	13	12	9	12	15	9	9	11	16	12	11	
19	15	5	10	15	13	10	14	13	10	12	11	17	13	11	
22	3	17	11	13	5	11	3	16	11	11	10	20	14	11	
24	14	11	12	14	15	12	17	13	12	7	6	4	13	8	
28	13	12	13	15	14	13	17	14	13	10	12	10	13	12	
29	14	2	14	6	13	14	15	11	14	13	10	11	11	9	
33	11	10	15	16	14	15	12	15	15	13	10	19	12	8	
34	13	12	16	13	15	16	13	12	16	9	10	3	13	17	
38	13	14	17	15	5	17	11	12	17	10	12	13	13	17	
40	11	11	18	9	15	18	13	12	18	12	10	18	13	17	
41	12	12	19	13	14	19	11	12	19	8	13	5	7	18	
42	13	14	20	14	14	20	13	10	20	9	11	6	7	18	
	223	223		266	266		265	265		216	216		247	247	

TABLE XI (continued).

F <sub>4</sub> 322			F <sub>5</sub> 44			F <sub>6</sub> 547			F <sub>6</sub> 549			F <sub>7</sub> 129		
	m	f		m	f		m	f		m	f		m	f
1	13	13	1	16	13	5	8	15	8	0	15	1	9	14
2	13	15	2	15	13	7	8	15	13	0	15	3	9	14
3	13	11	4	18	13	10	8	15	14	0	15	8	9	14
4	13	16	7	14	11	12	8	15	15	0	15	12	9	14
5	12	14	13	16	13	14	8	15	20	0	15	15	9	14
6	12	13	14	16	8	6	12	17	2	9	10	18	9	14
8	11	14	18	13	14	11	12	17	9	9	10	2	16	11
9	16	9	3	12	10	18	12	17	10	9	10	5	16	11
10	13	13	11	11	8	2	13	8	18	9	10	11	16	11
11	13	13	12	15	10	8	13	8	19	9	10	16	16	11
12	12	15	19	11	11	9	13	8	1	10	11	4	15	9
14	17	12	5	13	10	13	13	8	6	10	10	7	15	9
15	13	14	6	13	10	16	13	8	12	10	11	9	15	9
17	10	13	20	13	10	17	13	8	17	10	11	14	15	9
18	14	11	8	7	17	20	13	8	3	14	0	20	15	9
20	14	13	10	7	17	1	15	12	4	13	0	6	11	15
7	18	18	15	7	17	3	15	12	5	14	0	10	11	15
16	18	18	9	13	17	4	15	12	7	14	0	13	11	15
13	18	18	16	13	17	15	15	12	11	14	0	17	11	15
19	18	18	17	13	17	19	15	12	16	14	0	19	11	15
	281	281		256	256		242	242		168	168		248	248



# ILLUSTRATIONS OF WILD HYBRIDS IN THE NEW ZEALAND FLORA II

by H. H. ALLAN

(The Agricultural High School, Feilding, N. Z.)

No. 4.  $\times$  *Coprosma prorob* = *C. propinqua*  $\times$  *robusta*

(Received May 20th, 1926)

A study of this hybrid series, as it occurs in DEANS's Bush, Riccarton, has been published elsewhere <sup>1)</sup>. Here a few of the many forms to be gathered at Mt Biggs, Feilding, are illustrated. Comparable series might be gathered in many localities, and it is easy to group them according to a formula, as adopted in the first paper of this series of illustrations.

Forms of the groups  $P_3$  to  $P_1$  agree with *Coprosma Cunninghamii* Hook. f. as usually understood by New Zealand botanists, while the groups  $P_5$  to  $P_4$  would usually be treated as variants of *C. propinqua*. The mid-forms PR, and the groups  $R_1$  to  $R_5$ , on the other hand, have generally been treated as forms of the „variable“ *C. robusta*. In general, among the wild hybrids, large leaf and



Fig. 1. Left: *C. propinqua*; Right, above  
*C. robusta*; various hybrids.

<sup>1)</sup> H. H. ALLAN, 1924. On the Hybridity of *Coprosma Cunninghamii* Hook. f. *New Zealand Journal of Science and Technology*, vol. 6, p. 310.

well-developed inflorescence tend to go together, as do small leaf and less developed inflorescence. It has been usual to restrict the name *C. Cunninghamii* to those narrow leaved forms possessing a semi-translucent cream-coloured drupe, more or less mottled with blue, but as I have shown in the paper cited, this is quite an arbitrary procedure. Forms vegetatively matching each other can be found with drupes of various colours, including the deep blue of *propinqua*, the red of *robusta*, and various shades of yellow and cream with or without blue mottling. The whole series provides an excellent illustration of a polymorphic hybrid swarm.

No. 5.  $\times$  *Nothopanax simpan* = *N. anomalum*  $\times$  *simplex*

Though both parents pass through juvenile stages with trifoliolate leaves they are very distinct from each other. The outstanding differences of the adults may be stated thus: *N. anomalum* is a divaricating shrub with setose branchlets, very small, more or less orbicular, obscurely crenate leaves, small simple umbels; *N. simplex* is a spreading shrub or small tree, with glabrous branchlets, much larger lanceolate oblong, acute, serrate leaves, larger irregularly compound umbels.

KIRK (*Student's Flora*, p. 217, 1899) created a var. *parvum* of *N. simplex* for Stewart Island specimens with leaves „acute or subacute, crenate or sharply serrate”, and says „approaches *P. anomalum* in general appearance, but the leaves are more acute”. CHEESEMAN (*Manual of N. Z. Flora*, ed. 2, p. 635, 1925), following COCKAYNE, raises the variety to specific rank. In the meantime, however, further field studies had convinced the latter author that *N. parvum* was really nothing more than a member of the swarm of hybrids produced when *N. simplex* and *N. anomalum* meet. These hybrids, as they occur at the Spey Valley (Fiord Botanical District), Stewart Island, Inchbonnie (Western Botanical District), are in part figured and described in a joint paper by COCKAYNE and the present writer<sup>1</sup>). The specimens here illustrated I gathered in Beech Forest near Marchison (North-Western Botanical District), where the parents and their hybrids are abundant as members of the shrub-layer near streams. No particular form of the hybrid is there relatively more abundant than another, but forms

<sup>1</sup>) L. COCKAYNE, and H. H. ALLAN, 1926. Notes on New Zealand Floristic Botany, No. 4. *Trans. N. Z. Inst.*, vol. 56, p. 29.

agreeing with *N. parvum* are fairly common. These forms appear well suited for survival in the open after the removal of the forest, whereas forms more closely resembling *N. simplex* appear less suited to such conditions. The setose character is apparently dominant to the glabrous character. In my specimens the forms with broader, more or less obtuse leaves carry crenatures, while the narrower more acute leaves usually are more or less serrate. It seems well to restrict the name  $\times N. parvum$  to the groups  $P_1$ ,  $PA$ ,  $A_1$ .



Fig. 2. Left: *N. simplex*, Right below: *N. anomalum*; between: various hybrids; Centre above:  $\times N. parvum$ .

No. 6.  $\times Hoheria sexang = H. angustifolia \times sexstylosa$ .

The genus *Hoheria* was created by A. CUNNINGHAM in 1839 for specimens collected at the Bay of Islands, to which he gave the specific name *populnea*. The treatment of the genus by subsequent writers forms an interesting and illuminating chapter in the history of taxonomic procedure, but it need only be glanced at here. The plant described by CUNNINGHAM (*Annals of Natural History*, vol. 3, p. 319, 1839) with „*Folia alterna, petiolata, ovata valde acuminata, grosse duplicato-serrata, membranacea*” is clearly the large-leaved, homoblastic <sup>1)</sup> tree common

<sup>1)</sup> CHEESEMAN (*Manual of the N. Z. Flora*, ed. 2, p. 564, 1925) says „I regret that in the first edition I accepted without due enquiry Mr. KIRK's statement to the effect that *H. populnea* did not pass through a juvenile stage markedly different to the adult. It is quite easy to prove the contrary. In this matter I have to thank Mr. CARSE for a full series of specimens showing the extent of the change in the Mangonui district.” My experience, however, of numerous offspring from *H. populnea*, and of specimens kindly sent me by Mr. CARSE, lead me to consider that in substance KIRK was correct. The seedlings certainly show certain differences in leaf-form, and such may be reproduced partly on damaged branches of the adult, but there is no marked and prolonged juvenile stage as in *H. sexstylosa* and *H. angustifolia*. Where *H. populnea* meets other species things may be quite otherwise, and this note is penned for the purpose of drawing attention to the need for further field studies on the point in the light of hybridization.

from near the North Cape as far south as the Waikato River. HOOKER (*Handbook of the N. Z. Flora*, p. 31, 1764) enumerated four varieties of *H. populnea*, of which var. *crataegifolia* was based on juvenile var. *lan- ceolata*. KIRK (*loc. cit.* 1899, p. 71) attempted a more elaborate classification of the forms, recognizing four subspecies, and several varieties. HOOKER's treatment was followed by CHEESEMAN (*Manual of the N. Z. Flora*, 1906, p. 78) but later (*loc. cit.* 1925, p. 563) he accepts three species, and says of the genus, „It is doubtful whether it should be regarded as composed of one highly variable species or of 3 or possibly 4 closely allied ones.” The three species thus recognized are: 1) *Hoheria populnea* A. CUNN. 2) *H. sexstylosa* COL., and 3) *H. angustifolia* RAOUL.

Recent more detailed investigations are beginning to clear up the situation: We know now

that there are three distinct species as diagnosed by CHEESEMAN, that there exist other species at present undescribed, that all of these almost certainly contain several jordanons, and that where different jordanons meet they hybridize. To add to the difficulties many of the jordanons have juvenile forms distinct from the adults, and these sometimes flower, and have been mistaken for distinct species.

I have gone into this case because it offers such a clear example of the futility of merely herbarium methods in delimiting species, and of the paramount importance of field studies, with due remembrance of the possibilities of hybridization.



Fig. 3. Left, above: *H. sexstylosa*; Right below: *H. angustifolia*; Between: various hybrids.



Fig. 4.  $\times$  *H. sexang*: various forms.

Of the species here dealt with *H. angustifolia* is clearly separated in all its jordanons from any other by its narrow linear-oblong spinulose toothed leaves. As to *H. sexstylosa*, while it is certain that there is a compound species made up of several jordanons, and answering to the generalized description given by CHEESEMAM (*loc. cit.* 1925, p. 564), yet it is by no means clear that the plant actually described by COLENZO as his type of *H. sexstylosa* (*Trans. N. Z. Inst.*, vol. 17, p. 238, 1885) is a jordanon, rather it would appear from his remarks „leaves very variable in size and shape, mostly, however, lanceolate on the main and flowering branches” that it was hybrid. Be that as it may, the jordanon of *H. sexstylosa* here studied, as it occurs abundantly near the Manawatu Gorge (Ruahine-Cook Botanical District) has large, broadly lanceolate, acuminate, serrate leaves, and large flowers. The *H. angustifolia* of the same area has, much smaller, narrower, linear-oblong, spinulose-toothed leaves, and smaller flowers. The hybrids as far observed, as will be seen from the illustrations, mostly belong to the groups AH, H<sub>1</sub> to H<sub>5</sub>. I have seen none that could be placed in the groups A<sub>4</sub> to A<sub>5</sub>. The community in which they occur is an indigenous-induced association after the clearing of the original taxad forest, and thus hybridization has had an opportunity for full play of recent years, and there are probably mainly only early generations of the hybrids among the present adults. In a later paper I shall illustrate the juvenile forms of the parents and hybrids in this cross.

No. 7.  $\times$  *Corokia budcot* = *Corokia buddleoides*  $\times$  *Cotoneaster*.

In publishing his species *C. Cheesemanii* CARSE (*Trans. N. Z. Inst.*, vol. 45, p. 276, 1913) remarks „This description applies to the type specimens, but the plant appears to pass by regular gradations into *C. Cotoneaster* on the one hand, and into *C. buddleoides* on the other . . . . The typical form is very distinct.” This at once suggests that what was really being dealt with was a hybrid swarm, the type being selected from the CB group, to which the name  $\times$  *Corokia Cheesemanii* (CARSE) should be restricted. With this view Mr. CARSE, who kindly sent from northern Auckland the specimens illustrated, is now quite in agreement. *Corokia Cotoneaster* is a densely divaricating shrub with small more or less orbicular leaves, and the flowers solitary or 2—4 together. *C. buddleoides* is an erect slender shrub with much larger, linear lanceo-



late acute leaves, and the flowers in terminal panicles.  $\times$  *C. Cheesemanii* is a twiggy, but not divaricating shrub, with leaves elliptico-



Fig. 5. Right: *C. buddleoides*, Left: *C. Cotoneaster*, Between: various hybrids; Centre, above:  $\nearrow$  *C. Cheesemanii*.

oblong to oblong-lanceolate, and the flowers in small fascicles or in terminal panicles.

*C. Cotoneaster* is found throughout both islands as a member of shrubland. Although it occurs at sea-level in several places, it is most common in the montane belt of the South Island. *C. buddleoides* is a shrub mainly of the forest margin, and is

not found south of about 38° S. L. The opportunities for the meeting of the species are thus limited, and hybrids are so far known only from the North Auckland Peninsula.

## A WILD HYBRID *HEBE* COMMUNITY IN NEW ZEALAND

by

H. H. ALLAN, G. SIMPSON and J. S. THOMSON <sup>1)</sup>

(Received June 7th, 1926)

The abundance of wild hybrids occurring in New Zealand — abundance, both of species inter-breeding, and of individuals produced — was little suspected until recent years. The first list of known or probable wild hybrids published was that of COCKAYNE (1923, p. 124), where 130 are recorded. In 1925 the number was increased to 208, in a list published as an appendix to the lectures delivered by LOTSY (1925) at the University Colleges of New Zealand. Since then a number of others have come to light, and it is certain we are but at the beginning of the enumeration. It need hardly be said that this wealth of hybridism now becoming known to us offers a wide and important field for investigation.

In the first place as many as possible of the supposed crosses should be made artificially, and the offspring compared with the wild forms. The results of such comparative studies are destined to have a profound effect upon taxonomic theory and practice. Nor will the influence upon theories of evolution be less significant. In the second place the role of hybrids in the vegetation, their importance as community-builders, their dominance or otherwise in an association, and so on, make it imperative for the ecologist to grapple with them in his field-work.

<sup>1)</sup> The whole of the field-work, and the major part of the detailed study of the material was done by G. S. and J. S. T.; to H. H. A. fell the task of assembling the information gained, and preparing it for publication.

The present discussion of a wild hybrid *Hebe* community is offered as a necessary preliminary to the more exacting analysis of particular problems that its study has raised. With a view to such further research individual plants of the community have been selected and permanently labelled, while cuttings from each have been established in the gardens of the authors, and in that of Dr. L. COCKAYNE, F.R.S., whose inspiring encouragement and assistance in our botanical work we cannot too gratefully acknowledge. The authors hope the paper may also be accepted as a tribute to the stimulating influence of the important visit of Dr. J. P. LORSY to our country, and of the lectures he then delivered.

#### THE COMMUNITY IN GENERAL

When the hills, surrounding Dunedin Harbour, South Island, New-Zealand, carried their primitive forest covering there existed a shore-line belt of vegetation in which *Hebe elliptica* was an abundant member. Although this earlier plant-covering has been almost entirely



Fig. 1.

cleared off there remain in various places fragments of the shore-line community in a highly modified state. The area in which the hybrid swarm here dealt with was studied occurs as a strip of shrubland on the shore of Blanket Bay, a small inlet of the harbour (numbers 22, 24, 25 have been selected from a near-by part of the community, since they possess special features of interest). It is exposed to the full blaze of the sun and to the full blast of the prevailing south-west wind, which blows down the harbour against the face on which the community dwells (fig. 1), and it is subject to a rainfall of some 760 mm. annually. The actual shore-line fringe is now made up of *Hebe elliptica*, *H. salici folia* var. *communis*, and their hybrids, intermingled with a now more or less open association dominated by *Griselinia littoralis*<sup>1)</sup>.

Other members of the association, in decreasing frequency are: *Melicytus ramiflorus*, *Pittosporum tenuifolium*, *Suttonia australis*, *Fuchsia excorticata*, *F. Colensoi* (and  $\times$  *Fuchsia excol.*), *Edwardsia microphylla*, *Carpodetus serratus*, *Nothopanax Colensoi*, *Leptospermum cricoides*, *Podocarpus totara*, *Pittosporum eugenoides*, *Coprosma crassifolia*, *Pseudopanax crassifolium* var. *unifoliolatum*, *Coprosma linariifolia*, with the lianes *Rubus australis*, *R. cissoides*, *Muehlenbeckia australis*, *Parsonsia heterophylla*, *Metrosideros hypericifolia*. There also occur, especially on the outer fringes, *Helichrysum glomeratum*, *Melicope simplex*, *Cassinia fulvida*, *C. Vauvilliersii* (and  $\times$  *Cassinia fulvauv.*), *Cyathodes acerosa*, *Gaultheria antipoda*, *Coprosma rhamnoides*, *Halorhagis erecta*, and *Tetragonia trigyna*. The hemiparasites are *Korthalsella Lindsayi* (on *Melicope* and *Coprosma*), and *Tupeia antarctica*. The floor plants consist of *Helichrysum bellidioides*, *H. filicaule*, *Raoulia glabra*, *Acaena* spp., *Linum monogynum*, *Suaeda maritima*, *Libertia ixioides*, *Poa Astoni*, *Danthonia Cunninghamii*, *Pteridium esculentum*, *Cyclophorus serpens*, *Polypodium diversifolium* (these last two also epiphytic), *Polystichum vestitum*, *Asplenium flaccidum*, *Blechnum discolor*, *Asplenium bulbiferum*, and a few plants of the tree-fern *Cyathea dealbata*.

<sup>1)</sup> This species has marked powers of regenerating from its burnt stumps, and to such regeneration is due its present dominance, although it would also be a frequent member of the original community.

The community thus contains elements which would not be found together in the primitive associations of the area, and this mingling, together with the opening-up and modification of the vegetation, has given opportunity for greater freedom of hybridization. It is probable that the *Hebe* hybrids, which now extend to some 18 m. inland on the somewhat unstable crumbling rock soil, were originally less abundant, and confined to the actual coastal strip. The opening up of the association would enable *Hebe elliptica* to establish further from the shore, and *Hebe salicifolia* generally tends to increase markedly when an association in which it occurs is damaged and opened up. But the occurrence of very large adult hybrid plants shows that hybridization must also have occurred to some extent early on. As found at present, the parents and their hybrids grow indiscriminately together, and there is no grouping into subcommunities of distinct forms, nor do any of the forms occur in markedly greater frequency than others. It would appear, then, that hybrids of various generations are present, and it is obvious that breeding experiments for comparative work should be undertaken, and for this we have gathered material.

#### THE PARENTS

The outstanding differences in the parents are given in the table following. In brief — *Hebe elliptica* is a rather dense shrub, with small thick leaves, short few-flowered racemes with large flowers and capsules; *Hebe salicifolia* var. *communis* has a laxer habit, and may become a small tree, with larger thin leaves, long many-flowered racemes with smaller flowers and capsules. Both, as at present understood, certainly contain several jordanons, and especially in the case of *H. elliptica* it is a matter for further elucidation whether more than one jordanon is present in this particular population. If present, they are certainly hybridizing and we make no attempt at present to segregate them. Somewhat similar swarms are known to occur, in other localities, but this is the first attempt to provide anything like an analysis of the

forms found, previous collectors having been content to speak of the „variability” of the species present. It is, however, highly desirable that similar analyses should be made for other swarms, where different jordanons of the parents may be concerned.

Plant-parts	<i>Hebe elliptica</i> (Forst f.) Pennell Field Number 1. (Fig. 2)	An Intermediate Hybrid Field Number 3. (Fig. 3)	<i>Hebe salicifolia</i> (Forst f.) Pennell var <i>communis</i> Ckn. (Fig. 4) Field number 21
Growth-form	Compact, bushy shrub, with rather dense branching.	Fairly compact shrub, intermediate in branching.	Lax, open shrub, with more distant branching.
Branchlets	Dark-coloured, distinctly pubescent.	Moderately dark-coloured, fairly distinctly pubescent.	Light-coloured, very indistinctly pubescent
Length of Leaves	± 25 mm.	± 42 mm	± 100 mm.
Breadth of Leaves	± 10 mm.	± 13 mm.	± 28 mm
Thickness of Leaves	± 0.5 mm	± 0.4 mm	± 0.3 mm
Leaf-shape	elliptic-oblong.	lanceolate-oblong	narrow lanceolate-oblong to lanceolate
Leaf-margin	marked with line of fine white pubescence.	marginal pubescence very obscure.	no white line of pubescence.
Leaf-tip	obtus, with distinct, abrupt apiculus.	sub-acute, or occasionally acute	acuminate, lacking abrupt apiculus
Leaf-base	more or less abruptly truncate	sub-truncate, or rather abruptly narrowed.	gradually narrowed to petiole.
Petiole	distinct.	fairly distinct or quite so.	indistinct, hardly more than narrowed leaf-base
Length of Racemes	± 24 mm	± 58 mm.	± 120 mm.
Number of Flowers	4—12 per raceme.	± 60 per raceme	very numerous per raceme.
Diameter of Corolla	± 13 mm.	± 9 mm.	± 3 mm
Length of Corolla	± 11 mm.	± 9 mm	± 6 mm
Length of Calyx	± 3 mm.	± 3 mm.	± 2.5 mm.
Length of Capsule	± 9 mm.	± 6 mm	± 5 mm.
Diameter of Capsule	4.5 mm. × 3.5 mm.	4 mm. × 2.5 mm.	3.25 mm. × 2 mm.

## THE OFFSPRING

The hybrids form an almost completely intergrading series, as may be seen from Table II, and from the remarks on particular specimens given later. To the whole series we apply the name  $\times$  *Hebe ellipsal* Ckn. et Allan. Although there is no grouping of individuals, nor predominance of special forms, and although for any „character”, e.g. thickness of leaf, length of raceme, length of corolla, diameter of corolla, diameter of capsule, a linking series from greatest to smallest can be traced, yet certain characteristics tend to occur together. In general long leaf, thin leaf, long raceme, short small flower, and small capsule seem to tend to go together, as do short-leaf, thick-leaf, short raceme, long large flower, and large capsule. As a result the hybrids may be arranged in a series taking several characteristics into consideration at the same time. To this series a formula may be assigned indicating the approach of a specimen to one or other of the parents. But there are certain exceptions to this correlation, and we propose to take sufficient measurements to subject the matter to statistical analysis. The formula we propose is:

$$E \ E_5 \ E_4 \ E_3 \ E_2 \ E_1 \ ES \ S_1 \ S_2 \ S_3 \ S_4 \ S_5 \ S$$

where E and S represent *elliptica* and *salicifolia*, ES a form midway between the parents, and the others forms showing, on a general view of their features, varying degrees of approach to one or other parent. We recognize that this is only a tentative and suggestive treatment, to be replaced on stricter genetical analysis.



Field-number of Plant	Average thickness of leaves in m.m.	Length of leaves in m.m.	Width of leaves in m.m.	Length of racemes in m.m.	Average diameter of corolla in m.m.	Average length of flowers in m.m.	Average length of capsules in m.m.	Average greatest diameters of capsules in m.m.	Average length of calyces in m.m.	Diameter of trunks in m.m.	Height of Plant in meters	Spread of Plant in meters
1.	0.43	19—29	6—11	19—25	13	11	8—10	4.5—5.5 × 3—4.5	3	76	1.82	1.52
17.	0.46	19—32	6—13	19—25	13	11	8—10	4.5—5.5 × 3—4.5	3	38	1.22	0.3
15.	0.51	19—35	6—9	19—25	13	11	7—8	4 × 3	4	38	0.91	0.91
16.	0.51	19—35	6—13	19—25	9	9	8—10	5 × 4	3	two, each 25	0.91	0.76
5.	0.51	19—35	6—11	19—32	13	13	7—8	3—4 × 3	3.5	45	2.12	1.82
18A.	0.51	25—38	8—14	25—35	16	11	8—10	3—4 × 3—4	4.5	51	1.82	1.22
19.	0.46	25—45	8—14	22—38	13	13	8—9	4.5 × 3.5	4.5	51	1.52	1.22
11.	0.43	35—51	8—14	29—38	9	13	9—10.5	5 × 3.5—4	4.5	64	2.12	2.73
8.	0.48	25—38	8—13	32—45	9	9	6—7	4.5 × 3—3.5	2.5	70	2.73	1.22
13.	0.38	32—51	8—16	29—38	9	9	7—8	4 × 3—3.5	4	32	1.52	0.91
12.	0.38	32—51	8—16	32—57	9	9	8—10	5 × 3	4.5	102	3.64	2.44
3.	0.39	32—51	9—16	45—70	9	9	6	4 × 2.5	3	64	2.12	1.52
24.	0.38	32—51	9—14	57—90	9	9	5—6	3—4 × 2.5—3	3	two, each 228	4.55	4.88
25.	0.36	38—57	13—16	51—90	13	9	5—6	3.5—4 × 2.5—3	3	seven, each 38	1.52	2.44
18.	0.38	38—57	9—16	45—64	9	9	5—7	4—4.5 × 2.5—3	3	two, each 38	1.52	1.22
6.	0.36	38—64	9—19	45—76	9	9	7	4—4.6 × 3	3.5	102	1.82	1.22
9.	0.36	45—64	13—19	64—102	5	6	4	3 × 2	2	51	3.04	1.22
22.	0.30	38—64	13—16	60—115	6	8	4	3 × 2	2	102	2.44	2.73
2.	0.33	51—90	13—22	70—95	6	8	4	3 × 2	2	76	2.44	2.73
21.	0.28	70—127	13—22	82—166	3	6	5	3—3.5 × 2	2.5	Four: three 76 one 115	3.04	3.06

Leaf-shape	Apiculus	Leaf-base	Leaf-margin	Leaf-tip	Formula
elliptic-oblong	distinct	truncate	pubescent	obtuse	<i>H. elliptica</i>
elliptic-oblong	very-distinct	truncate	pubescent	obtuse	<i>H. elliptica</i>
narrow elliptic-oblong	distinct	truncate	pubescent	sub-acute	<i>H. elliptica</i> (another jordanon?)
elliptic-oblong	distinct	truncate	pubescent	sub-acute	E5.
elliptic-oblong	very distinct	sub-truncate	pubescent	sub-acute	E4.
elliptic-oblong	distinct	sub-truncate	pubescent	sub-acute to obtuse	E3.
elliptic-oblong	distinct	sub-truncate	obscurely pubescent	sub-acute	E3
linear-oblong	very distinct	sub-truncate	pubescent	sub-acute	E3.
lanceolate-oblong	indistinct	sub-truncate	obscurely pubescent	acute to sub- acuminate	E2.
broadly elliptic-oblong	distinct	gradually narrowed to petiole	pubescent	obtuse	E2.
elliptic-oblong	indistinct	gradually narrowed	glabrous	sub-acute	E1.
lanceolate-oblong	absent	sub-truncate	obscurely pubescent	sub-acute	ES. 0
lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	sub-acute	S2.
lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	sub-acute	S2.
narrow lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed, or sub-truncate	glabrous	acute	S3.
lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	acute	S3.
lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	acute	S4.
lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	acute to sub-acuminate	S4.
lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	acuminate	S5.
narrow lanceolate-oblong	absent	gradually narrowed	glabrous	acuminate	<i>H. salicifolia</i> var. <i>communis</i>

THE BEARING OF THESE OBSERVATIONS ON TAXONOMIC  
CONCLUSIONS AND PROCEDURE

Twenty years ago COCKAYNE (1905, p. 350) had already said „Then final court of appeal as to 'specific value' is no longer the herbarium or study of the systematist, but the seed-bed of the experimental garden". The truth of this statement becomes very evident when we consider the bearing of the facts accumulated by a study of a hybrid community in nature. It is at once seen to be valueless to give a specific name to any form, however distinct, without reference to the whole mass of information derived from field and experimental study. In the genus *Hebe*, as one example, it is certain that many of the species at present accepted as valid, are nothing more than particular forms taken from a hybrid swarm, and being based merely on herbarium material the so-called species is worthless.

The present study very strongly suggests that *Veronica amabilis* CHEESEMAN, and its var. *blanda* (1925, p. 793) are nothing more than examples of the hybrids here under review. Certainly specimens accepted by different New Zealand botanists as belonging to *Veronica amabilis* show considerable diversity among themselves, and, further, agree very closely with certain of the hybrid forms here described.

Accepting CHEESEMAN's actual description, as given in the work just cited we may draw up the following table:

*Veronica amabilis* Cheeseman .

Growth-form	an open, branching shrub.
Branchlets	slender, glabrous or minutely puberulous.
Length of Leaves	50—100 mm.
Breadth of Leaves	15—25 mm.
Thickness of Leaves	firm, but hardly coriaceous.
Shape of Leaves	oblong-lanceolate or elliptic-lanceolate.
Leaf-tip	acute or acuminate.
Leaf-base	gradually narrowed into petiole

Petiole	short, distinct.
Leaf-margin	glabrous.
Length of racemes	100—145 mm.
Number of flowers	numerous.
Diameter of Corolla	7—9 mm.
Length of Capsule	6—7 mm.
Diameter of Capsule	3—4 mm.
Length of Calyx	3—3.5 mm.

*Veronica amabilis* Cheesem. var. *blanda* Cheesem.

Growth-form	closely branching shrub.
Length of Leaves	25—65 mm.
Breadth of Leaves	15—25 mm.
Thickness of Leaves	coriaceous.
Shape of Leaves	elliptic-lanceolate, or linear-oblong.
Leaf-tip	acute or acuminate.
Petiole	distinct or obscure.
Leaf-margin	glabrous or slightly pubescent.
Length of Racemes	50—75 mm.
Flowers	dense or lax.
Diameter of Corolla	6—9 mm.

The description suggests a mixture, and a comparison with Table II shows that several specimens there given approximate more or less closely to CHEESEMAN'S description. Both the „species” and the „variety” fit well into the series ES—S<sub>6</sub>, and that both are really hybrids we infer not merely because the descriptions show them to be „variable” and specimens fit well into our series, but because in the localities from which they are recorded both parents occur and a diverse group of forms may be collected. One of the localities is Port Chalmers, not far distant from Blanket Bay. By a believer in „variable species” several of the hybrids of our list would undoubtedly be accepted as either *amabilis* or *blanda*.

It is interesting to note that PENNELL (1921, p. 39), working on herbarium material, has erected var. *blanda* into a species, citing specimens from Port Chalmers and Anita Bay (Otago, New Zealand), and from Southern Patagonia, and that in the latter area *Hebe elliptica* and *H.*

*salicifolia* (or a closely similar plant) also occur. This, and the whole matter of the „field or natural taxonomy” versus „the herbarium method”, are dealt with in a forthcoming paper by COCKAYNE and ALLAN on „The Present Taxonomic Status of the genus *Hebe*”.

#### NOTES ON CERTAIN SPECIAL PLANTS, WITH ILLUSTRATIONS

We attempt by photographic illustrations of certain selected plants to show the great diversity of forms found in the swarm at Blanket Bay. In this connection we desire to express our indebtedness to Mr. J. CROSBY SMITH, who took many of the photographs utilized. We have a complete set showing the intergrading series of leaf and raceme size and shape, from which we selected illustrations of Field Numbers 16, 5, 8, 13, 12, 25, 6, 9 (Fig. 5). The larger flowers of *Hebe elliptica* are seen in the photograph of no. 15 (Fig. 6). This plant is purely *elliptica* in character, but from its narrow, subacute leaves appears to be a jordanon distinct from No. 1.

In No. 18A (Fig. 7) we have a form of mainly *elliptica* characters; the flowers are exceptionally large, and it is possible that further research may show it to be a large-leaved long-racemed jordanon of *elliptica*. Such are believed to exist, but the field evidence of our particular locality leads us to consider this plant to be probably a hybrid, owing its increased size of parts to *salicifolia*. No. 3. (Fig. 3) is a good example of the intermediate forms of the hybrid, but showing a distinctly *salicifolia* type of raceme. It would be classed by the herbarium systematist as a form of *Veronica amabilis*, approaching var. *blanda*. The leaf thickness is quite intermediate, and we may here say that our numerous measurements of leafthickness (taken with micrometer callipers) have caused us to think that in the analysis of hybrid forms where the parents differ markedly in leaf-thickness, such measurements form a valuable aid when collecting material for further examination. We are not forgetting that epharmonic response in the individual must also be reckoned with in this, as in all other, studies of plant-form. There occurs, for example, a remarkably thick-leaved variety (jordanon) of *Hebe elliptica* in the Ruahine-Cook Botanical District. This jordanon becomes in cultivation much thinner in the

leaf, but remains perfectly distinct from any of the *elliptica* jordanons here considered. DIELS (1896, p. 211) has pointed out: „Ihres Hypoderms halber verdienen *Veronica speciosa* und *Coprosma baueriana* genannt zu werden, die Vorposten der zwei formenreichsten Gattungen des Gebietes. In ihrem grossen Verwandtschaftskreise gehören beide zu den wenigen Arten, die aus zweischichtiger Epidermis Wasserverluste der Palissaden zu ersetzen vermögen". *Hebe elliptica* has a similar leaf-structure and the varying grades of leaf-thickness in the hybrids is due to the varying development of a partially or completely two-layered epidermis. We are not entering into details here, however, as we propose to deal with anatomical features of the hybrids in a separate communication.

In no. 24 (Fig. 8) is shown a form approaching CHEESEMAN's *Veronica amabilis*, based on plants collected on Bluff Hill, South Otago. It differs from the plant chosen by CHEESEMAN as his type (figured by KIRK — 1889, t. 120, as *V. salicifolia* var. *gracilis*) in that its flowers are quite intermediate in size between those of the parents, whereas those of the type are almost as large as those of *elliptica* itself. No. 8 (Fig. 9) is a good example of a hybrid largely of *elliptica* appearance, yet showing the influence of *salicifolia* clearly in raceme length, intermediate size of flowers, and the lanceolate-oblong leaves. No. 9 (Fig. 10) approaches *salicifolia* rather closely, but is at once differentiated by the rather thicker, shorter leaves, and slightly larger flowers. No. 22 (Fig. 11) has flowers slightly larger still, but otherwise has little to differentiate it from No. 9. Finally No. 2 (Fig. 12) is almost pure *salicifolia* except for a slightly thicker leaf, and a rather larger flower. Isolated in the herbarium from its swarm it might be considered a form of *salicifolia* or of *amabilis*.

#### CONCLUSION

Our main object has been to present an account of the great diversity of form occurring in the *Hebe* community studied at Blanket Bay, and to point out how the characteristics of the individuals examined show a mingling in various degrees of those of *Hebe elliptica* and *H. salicifolia* var. *communis*, which also occur freely in the community. We are

convinced that this remarkable diversity and intermingling of form can best be explained on the assumption that hybridization has been freely taking place. We consider, too, that the similar great diversity of form now known to occur in many localities in New Zealand where two or more distinct species come together — and this is true of many other genera besides *Hebe* — can only be satisfactorily explained on the same principle.

We recognize that the objection raised by the upholder of „variable” species, that our thesis must be proved by artificially producing the diverse swarm we consider to have been produced by natural hybridism among the wild plants, must be met and have planned to do so.

#### LITERATURE CITED

- CHEESEMAN, T. F., 1925. — Manual of the New Zealand Flora. Second Edition. Government Printer, Wellington, N. Z.
- COCKAYNE, L., 1906. — On the Supposed Mount Bonpland Habitat of *Celmisia Lindsayi*. Hook f *Trans. N. Z. Inst.*, vol. 38, p. 346.
- COCKAYNE, L., 1923. — Hybridism in the New Zealand Flora. *The New Phytol.*, vol. 23, no 3, p. 105.
- DIELS, L., 1896. — Vegetations-Biologie von Neu-Seeland. *Engler's Botan. Jahrb.* 22 Band. 2. Heft., p. 202.
- KIRK, T., 1889 — The Forest Flora of New Zealand. Government Printer, Wellington, N. Z.
- LOTSY, J. P., 1925. — Evolution considered in the Light of Hybridization. Printed for Canterbury College by Andrews, Baty & Co. Ltd., Christchurch, N. Z.
- PENNELL, F. W., 1921. — „*Veronica*” in North and South America. *Rhodora*, vol. 33, p. 39.

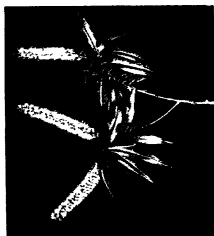






P1

Fig. 2. Field number 11.  
*Hieracium elliptica*



P2

Fig. 4. Field number 21.  
*Hieracium elliptica*



P3

Fig. 3. Field number 13.  
The intermediate hybrid *H. elliptica* 13-20.

# ANOTHER JORDANON OF HIERACIUM (Fig. 6) AND SEGREGATES OF THE HYBRID



Fig. 8. Field number 24. S2



Fig. 10. Field number 10. S4



Fig. 9. Field number 8. E2



Fig. 7. Field number 16A. E3



Fig. 6. Field number 15



Fig. 11. Field number 22. S4



Fig. 12. Field number 2. S5

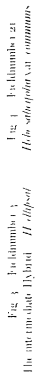


Fig. 5a Foldnumber 15

Fig. 5b Foldnumber 6

Fig. 5c Foldnumber 25

Fig. 6 Foldnumber 15

Fig. 7 Foldnumber 42A

Fig. 8 Foldnumber 22

Fig. 9 Foldnumber 13

Fig. 10 Foldnumber 12

Fig. 11 Foldnumber 13

Fig. 12 Foldnumber 25

Fig. 13 Foldnumber 13

Fig. 14 Foldnumber 15

Fig. 15 Foldnumber 9



# SOME OBSERVATIONS ON THE HEREDITY OF THE LEAF FORM IN CHELIDONIUM MAIUS L.

by

W. M. HEIJL and H. UITTEN

## INTRODUCTION

In 1922 we gathered *Chelidonium*-plants from different stations to repeat DE VRIES' experiments (1900, 1901) on the heredity of the leaf-form and to investigate some other characteristics such as doubleness, the variability of which was also studied by DE VRIES (1901, I, p. 639 and p. 647) while SAX (1918) had studied its heredity.

The laciniate form is, according to DE VRIES, recessive to the normal one, and this has been confirmed by DAHLGREN (1918). The factor for normal flowers dominates over that for doubleness (SAX, 1918). As to the form with broad petals, which is described and pictured as var. *latipetalum* by DE VRIES (1901, I, p. 470), we at first imagined to have found several specimens of it, but it soon appeared, that the breadth of the petals as well as that of the leaf-blades depends very much on external circumstances and on the age of the plant, so that, what we had supposed to be latipetalous individuals, were in reality normal ones, while the only plant which we thought to be normal, a specimen from the Utrecht Botanical Gardens, turned out to be very abnormal and produced a divergent offspring. The greater part of our experiments is therefore concerned with this plant (nr. 36). Of some of these experiments, intended to obtain a better insight in the question of *Chelidonium maius* var. *laciniatum*, as yet unsolved in spite of the minute study, which ROZE (1895) has devoted to it, we will give here a short account.

We are as yet unable to give a final account of the question at issue, because, owing to limited space and time, the members of the families

cultivated were not sufficiently numerous to draw final conclusions from them. Nor were the circumstances always favourable, so that owing to several causes we had to interrupt our experiments twice in the midst of the season and shall have to leave off experimenting for good and all now for lack of space. We therefore beg to consider this communication as the result of a series of accidental observations rather than as an exhaustive investigation.

### EXPERIMENTS

In our experiments we used chiefly two plants from the Utrecht Botanical Gardens. One of these, nr. 35, was a compact, short plant with deeply cut, often shorte ned and then nearly digitate leaves and short fruits. The other one, nr. 36, was a tall plant with

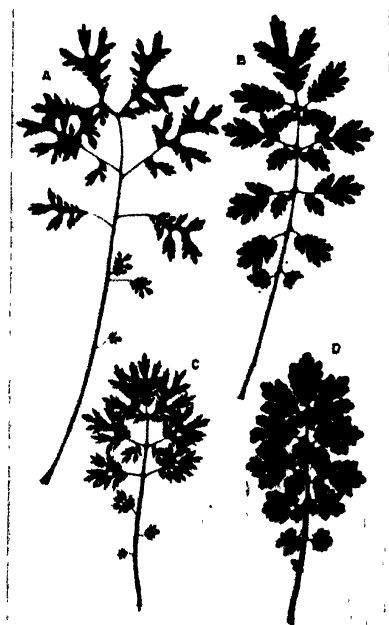


Fig. 1.

$^{156}/_8$  Mmll; B =  $^{156}/_{10}$  MmLl;  
C =  $^{156}/_{12}$  mmll; D =  $^{156}/_{14}$  mmLl.



Fig. 2.

A and B =  $^{156}/_{17}$  MmLl;  
C =  $^{156}/_{12}$  mmLl; D =  $^{156}/_{14}$  mmll.

less incised, clearly pinnate, longer leaves and rather narrow petals

which but rarely showed such incisions, as, as a rule, were shown by no. 35, and fruits of normal length. Self-fertilised, the first plant (35) produced a great number of similar plants all like the mother-plant, as is shown in table 1. These  $F_1$ -plants remained constant in  $F_2$  also (experiment nr. 1075). Crosses of nr. 35 with normal plants, i. e. tall plants, with but little incised leaves and entire petals, yielded a normal  $F_1$ -generation (experiment nr. 226 and 158 of table 1), just as the reciprocal cross (experiment nr. 225).

When the other parent has double flowers, as in the experiments nr. 225 and 226, the  $F_1$ -generation has single ones, as SAX and DAHLGREN had already found. Consequently no. 35 is doubtless homozygous for its leaf-characters, which are recessive to the normal ones.

TABLE 1. EXPERIMENTS WITH 35

Experiment number	mother-plant	father-plant	number of $F_1$ -plants	phaenotype of $F_1$ -plants
157	35/1	35/1	108	just as 35/1
158	35/1	33/1, normal wild plant	4	just as 33/1
225	30/1, wild plant with normal leaves but double flowers	35/1	23	normal, wild-type plants, the blooming specimens (6 out of 23) having single flowers.
226	35/1	30/1	70	ditto. (7 in flower).
224	30/1	30/1	12	just as 30/1, the blooming plants (8 out of 12) having double flowers.
1075	157/1	157/1	38	just as 157/1.

Assuming therefore, that nr. 35 was a plant of the same genotype

as the var. *laciniatum* used by DE VRIES and DAHLGREN, we expected to obtain, after crossing it with the rather normal nr. 36, differing from the wild type only by its somewhat narrower leaf-blades and its but rarely incised petals, just as in the case of the three preceeding experiments (225, 226 and 158), normal plants only. The result however was the obtention (experiment 156) of 19  $F_1$ -plants belonging to four different types, represented respectively by 2, 3, 5 and 9 individuals: *Type A*. Plants, which entirely resemble the father-plant (36), viz. 156/10 and 156/17, fig. 1 B, 2 A and B.

*Type B*. Plants, which entirely resemble nr. 35, viz. 156/6, 156/14 and 156/19, fig. 1 C, 2 D.

*Type C*. Plants, which have the same hight and the same length of leaf and fruit as A and wild plants, but more deeply incised leaves, narrower leaf-lobes and incised petals. Moreover the leaves are often apparently dichotomous at the top, as the end-lobe is pushed aside by one of the enlarged side-lobes. To this type belong 156/3, 156/5, 156/13, 156/15 and 156/18, fig. 1 A.

*Type D*. Plants, which on the contrary, are very compact, with short leaves and fruits, while the leaf-lobes are as broad as in the case of the A-type. The petals are usually entire but occasionally somewhat incised as in the case of nr. 36, viz. 156/1, 156/2, 156/4, 156/7, 156/8, 156/9, 156/11, 156/12, and 156/16, fig. 1 D, 2 C.

From this it follows that at least two factors of the so-called normal nr. 36 differ from the corresponding ones of nr. 35, but neither of these always dominates in  $F_1$ . Consequently nr. 36 is heterozygous for both. If we suppose *M* and *m* to be a pair of allelomorphs, which cause the difference in hight of the plant and in the length of the leaf-axis and fruit, and *L* and *l* to be factors for broad or narrow leaf-lobes and entire or incised petals, we get the following terminology:

*M* = *maius*; *m* = *minus*.

*L* = *latifolium*; *l* = *laciniatum*.

35 = *mmll*; 36 = *MmLl* and the wild type (30/1 and 33/1 from table 1) = *MMLL*.

Hence we must expect the four  $F_1$ -types from the cross  $35 \times 36$  to be constitutionally:

Types	number	
	expected	found
A = <i>MmLl</i> (just as 36) . . . . .	4,75	2
B = <i>mmll</i> (just as 35) . . . . .	4,75	3
C = <i>Mmll</i> . . . . .	4,75	5
D = <i>mmLl</i> . . . . .	4,75	9

Seed from 36, gathered from flowers which had been freely pollinated, produced broad-leaved plants as well as laciniate ones, maius plants as well as minus ones, a result which also makes it probable that 36 is heterozygous for two factors. The last mentioned experiment does not prove much, however, because by some negligence the soil was not sterilised, as in all the other experiments mentioned, except one. This precautionary measure is very necessary, because *Chelidonium* grows wild everywhere in the surroundings. It is true that the experiment was repeated with sterilised soil in the next year, but only four plants were then obtained. They were all maius-ones, but two of them were laciniate and the other two broad-leaved. This proves at any rate, that nr 36 is heterozygous for the *L*-factor.

The factorial scheme is really proved only by the proportions of the  $F_2$ -generation. We have not experimented with plants from the groups A and B. Each was phaenotypically like one of the parents and we assumed this similarity to be based upon genotypical conformity.

As to group D, containing the minus-latifolium plants, we isolated two specimens 156/1 and 156/2. Only one plant from group C, maius-laciniatum, was isolated. Seed of the three plants mentioned above was sown separately in three sterilised pots. The result is seen in tabel 2.

The result of the experiments 1069 and 1070 comes up to our expectations, viz. that the plants 156/1 and 156/2 are heterozygous for one factor (*L*) only. It is true that in group C (exp. 1071) *M* proved to be heterozygous as was expected, but not all of the 89 plants were homozygous for *l*: Eight of them were maius-latifolium plants.

The cause of this might be that the seed had been sown in autumn but did not germinate until the following spring, so that there is a considerable chance of infection having taken place by ants, which



TABLE 2. F<sub>2</sub>-GENERATIONS FROM 3 F<sub>1</sub>-PLANTS FROM THE CROSS  
35 (*mmll*) × 36 (*MmLl*)

Exp. nr.	Plant nr	Supposed formula	Result expected in F <sub>2</sub>	Actual result in F <sub>2</sub>
1069	156/1	<i>mmLl</i>	All of them <i>mm</i> . 62,25 L : 20,75 <i>ll</i>	All of them <i>mm</i> . 63 L : 20 <i>ll</i> .
1070	156/2	<i>mmLl</i>	All of them <i>mm</i> . 40,5 L : 13,5 <i>ll</i>	All of them <i>mm</i> . 32 L : 22 <i>ll</i> .
1071	156/3	<i>Mmll</i>	89 <i>ll</i> : 0 L. 67 M : 22 <i>mm</i> .	81 <i>ll</i> : 8 L. 75 M : 14 <i>mm</i> .

brought in seeds of *maius-latifolium* plants, which grow wild in the Utrecht Botanical Gardens, where the pots remained during the winter. There is however another possibility, which to us seems even more probable, to wit, that „atavism” or „Rückmutation” from *ll* plants to *Ll* ones had taken place.

Perhaps the next observation supports this view: we sowed seed from a plant, which had been freely pollinated in the center of a great many *MMll* plants, which were cultivated in 1922 as *Chelidonium maius* var. *laciniatum* in „Cantonspark” at Baarn. Pollination with pollen of normal plants was very improbable, as none such grew in the neighbourhood. Yet only 90 out of 99 plants which had germinated in a non-sterilised pot in 1923, were really lacinate and the other nine were phenotypically intermediate ones (*Ll*?). Here too about 10% of „mutants”. Perhaps there is however something more behind it. What to think for instance of the high degree of pollen-sterility in several cases (about 50% in the case of 156/3)?

Did BAUHIN perhaps observe the same phenomenon, when more than 300 years ago he wrote: „Quod si in parietinis seratur formam retinet, laetiore vero in solo aliquando degenerat”, or does this only refer to „vicinism”? Perhaps FRIEDMANN’s experiences (1912) point in the same direction also. But it is very difficult to compare the results

obtained by others with ours, or to be sure that they used the same forms as we did. In this respect ROZE is a warning, because, having collected a great many data from the literature running over three centuries, from which we might conclude that there are at least three different leaf-shape-varieties, he has dared to draw an opposite conclusion, having observed too few plants himself.

Therefore it is with some hesitation, that we assume, that since TOURNEFORT (1689, see ROZE) three constant varieties are known, which differ in leaf-shape: *MMLL*, *MMll* and *mmll*, but that the first two only were known to FRIEDMANN and DE VRIES. As far as we can make out, none of the older descriptions refer to the minus-latifolium plants.

We hope that somebody else will soon take up these and the many other *Chelidonium*-problems and bring them to a satisfactory solution.

We are indebted to Prof. Dr. J. BOEKE, who put part of the garden of the Embryological and Histological Laboratory at our disposal, to Prof. Dr. F. A. F. C. WENT for his constant interest and especially to Dr. M. J. SIRKS at Wageningen, to whom we are under great obligations for his appreciated help and advice with regard to this as well as to other work.

#### SUMMARY

1. There are at least two pairs of factors, which influence the leaf-shape of *Chelidonium maius* L: *M*—*m* and *L*—*l*. Hence there are four constant varieties.

2. The usual wild form is homozygous for *M* (*maius*), which factor dominates entirely over *m* (*minus*). *mm*-plants have shorter fruits, shorter stalks, shorter leaf-axes, so that the leaves occasionally become nearly digitate.

3. The usual wild form is also homozygous for *L* (*latifolium*) which factor does not entirely dominate over *l* (*laciniatum*). *ll*-plants have more incised leaves with much narrower leaf-lobes than *Ll*-plants, and incised petals.

## LITERATURE CITED

- BAUHIN, C., 1620. *Prodromos theatri botanici*. (Edition 1671, p. 74—2) c f. Roze, 1895.
- DAHLGREN, K. V. OSSIAN, 1918. Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium maius* L. etc. *Svensk Bot Tidskrift* 1918, Bd, 12, p. 103.
- FRIEDMANN, H., 1912. Bemerkungen über *Chelidonium laciniatum* Ofvers. *Finska Vet. Soc. Förhandl.* 54, Afd A, n. 2, p. 1—10.
- ROZE, E., 1895. *Le Chelidonium laciniatum* Miller. *Journ de Bot.*, Vol. 9, p 296—300; 301—307; 338—342.
- SAX, K., 1918. The inheritance of the doubleness in *Chelidonium maius* L. *Genetics* III, p 300—305.
- DE VRIES, H., 1900. *Ber. d. D bot Ges.*, Bd. 18, p. 85.
- ., 1901, *Die Mutationstheorie* I, p. 456, 470, 639; II, p. 37, 156.

## BOEKBESPREKING

M. A. VAN HERWERDEN, 1926. — Erfelijkheid bij den mensch en eugenetiek. Met 60 figuren. 408 bladz. Amsterdam, Maatsch. voor goede en goedkoope lectuur.

Een uitnemend boek, dat niet warm genoeg kan worden aanbevolen en dat door zijn aangename stijl, eenvoudige glasheldere uiteenzetting der problemen en welhaast onberispelijken inhoud, niet zal kunnen nalaten de inderdaad zeer dringende aangelegenheid der eugenetica bij alle weldenkenden van grooten dienst te zijn. Aan de behandeling der eugenetische problemen gaan twee afdeelingen vooraf, waarvan de kennis tot een juist begrip noodzakelijk is: een algemeene inleiding in de erfelijkheidsleer en de toepassing daarvan op de erfelijkheid bij den mensch. De eerste afdeeling is, gelijk wenschelijk was, kort gehouden en behandelt in hoofdzaak de wetten van MENDEL en de stoffelijke grondslagen der erfelijkheid. Ik wil slechts een opmerking maken, t. o. v. een in verband met den gedachtengang willekeurig voorbeeld, waar de schrijfster het voorstelt, alsof alle honden (met uitzondering van den wolfshond, die van de kruising van „hond” en wolf afstamt gemeenschelijk zouden afstammen van den wilden hond *Canis*. Het is m.i. onjuist dit zoo voor te stellen, daar de afstamming der hondenrassen te zeer in het duister ligt en bovendien de geweldige diversiteit wijst op kruising van zeer ongelijke vormen. Bovendien is „de wilde hond”, *Canis*, een zoo rekbaar begrip, dat het niet veel beteekenis kan hebben in dit verband.

De afdeeling genetika van den mensch begint met een anthropologische inleiding, met, in een afzonderlijk hoofdstuk, bespreking der bevolking van Nederland. Voorts worden verschillende belangrijke problemen hier behandeld: in: de mensch als organische eenheid, voornamelijk het constitutiebegrip, identieke tweelingen, familiegelekenis (waarbij eenige niet zeer overtuigende afbeeldingen uit VAN BEMME-

LEN's onderzoek aan zijn eigen familie zijn gereproduceerd), etc. Een belangrijke plaats nemen in, 1°. de bespreking van raskruising, 2°. de erfelijkheid van afwijkingen en van geestelijke eigenschappen. Bij de bespreking van raskruising is vooral gewezen op de toeneming van dit verschijnsel met het toenemen van het wereldverkeer, en op de vermeerdering van het aantal huwelijken van joden en niet-joden. Ook aan het bloed-index-onderzoek is veel aandacht gegeven.

Bij de bespreking van de erfelijkheid van afwijkingen nemen geestelijke afwijkingen de voornaamste plaats in: krankzinnigheid, zwakzinnigheid etc. Bij de erfelijkheid van geestelijke eigenschappen worden als voorbeelden de familie DARWIN en de BACH's genoemd, maar tevens op verschillende Nederlandsche families gewezen, die zich door begaafdheid van meerdere leden kenmerken, zoo de WENCKEBACH's, KAMERLINGH ONNES', MARISSSEN e. a.

De afdeling, welke de eugenetica behandelt kenmerkt zich in de voornaamste plaats door de opvatting, dat deze nog te zeer studievak is, om in groote mate tot practische toepassing in de maatschappij aanleiding te geven. De schrijfster meent voorshands in de eerste plaats te moeten streven naar een wijziging in het zedelijkheidsbesef in alle lagen der bevolking: „Zal er niet een tijd aanbreken, dat het evenzeer onzedelijk wordt beschouwd een disharmonisch huwelijk — geestelijk zoowel als lichamelijk onevenwichtig — aan te gaan, als b.v. te huwen met broer of zuster? Het is echter de vraag of het juist is de practische eugenetica uit te stellen tot dit niveau in de volksontwikkeling is bereikt — of tot is gebleken, dat het bereiken een utopie is. Waar de schrijfster het voor beter houdt, zelfs bij gevallen van krankzinnigheid en epilepsie, niet tot een huwelijksverbod te komen, voordat de erfelijkheid dezer afwijkingen scherper is ontleed, zou ik stellig meer geneigd zijn LEONARD DARWINS meening aan te hangen: „One other broad principle should be held in view when considering what amount of risk may be justifiably incurred, and that is that the greater the benefits hoped to be obtained the greater may be the dangers legitimately faced.”

Intusschen wil dit niet zeggen, dat de schrijfster inderdaad werkeloos wil aanzien hoe de genetische samenstelling van het mensdom, op het hellend vlak geraakt door een groot geboorteoverschot bij de minder gewenschte typen, een geboorte-tekort bij de zéér gewenschte, met groote versnelling naar beneden stort. Het geneeskundig onderzoek

voor het huwelijk wordt warm bepleit, afzondering der minderwaardigen met uitsluiting der voortplantingsmogelijkheid aan geslaagde Deensche proefnemingen toegelicht. De toekomst — en niet een verre toekomst — zal leeren of de meer idealistische dan wel de hardere, zeer zeker snellere methode het noodzakelijk evenwicht herstellen zal.

H. N. KOOIMAN.

SCOTT, D. H., 1926. — De evolutie der planten. Vertaling naar den 2den druk door H. A. A. VAN DER LEK. Met voorwoord van J. P. LOTSY. Van Loghum Slaterus, Arnhem.

Het is zeer verheugend, dat van dit bekende uitstekende boekje een goede hollandsche vertaling is verschenen, die het onder oogen zal brengen van landgenooten, die minder met de engelsche taal vertrouwd zijn. Hoe belangrijk de studie der palaebotanie voor het vormen van een beeld der evolutie is, behoef ik niet uiteen te zetten. Vergelijkbaar met pogingen om langs experimenteelen weg een inzicht in de evolutie te verkrijgen is het onderzoek der fossielen wel is waar niet, de resultaten ervan zullen nimmer licht werpen op het probleem, wat de *oorzaken* der evolutie zijn. Slechts in groote trekken laat het fossiele materiaal toe conclusies te trekken betreffende den weg, die de evolutie gevolgd kan hebben; het trekken van zulke conclusies is slechts toevertrouwd aan menschen met critische phantasie. Een vrucht van een dergelijk onderzoeker, die in hooge mate aan den opbouw van deze tak van wetenschap heeft medegewerkt is dit boek. Een uitvoerige bespreking ervan is niet noodig; slechts wil ik aangeven welke problemen er in behandeld zijn: De evolutie der bloemplanten, der zaadplanten en der hogere sporeplanten (varëns, wolfsklauwen, paardestaarten en sphe-nophyllen).

H. N. KOOIMAN.

---

JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik. Dritte deutsche, neubearbeitete Auflage in dreissig Vorlesungen. Jena, 1926. Gustav Fischer. brosch. 32 Mk.; geb. 34 Mk.

Het is zeer verheugend, na een tijdsverloop van 13 jaar sedert het verschijnen van den tweeden druk, een nieuwe uitgave van Johann-

sen's *Elemente* te kunnen aankondigen. Het spreekt vanzelf, dat het tijdsverloop een grondige herziening, vooral uitbreiding van den stof, noodzakelijk heeft gemaakt. Vooral de ontwikkeling van de cytologische grondslagen der erfelijkheidsleer, de geweldige bloei van den school van Morgan, e.d. hebben de erfelijkheidsleer op een geheel ander plan gebracht. Dit alles komt in deze voorlezingen zeer goed tot uitdrukking. Het heeft niet voldoende zin hier een kritische bespreking te geven, daar deze zeer uitvoerig in een der eerstvolgende nummers van *Resumptio Genetica* zal verschijnen. Het moge voldoende zijn hier dit boek, dat zich in de eerste plaats kenmerkt door origineele behandeling en zelfstandige kritiek, allerminst een leerboek in den gebruikelijken zin des woords, ten warmste aan te bevelen.

H. N. KOOIMAN.

W. SCHEIDT, Familienbuch. Anleitungen und Vordrucke zur Herstellung einer Familiengeschichte. 22 pag. Text, J. F. Lehmanns Verlag, München.

Dit werk gaat uit van de zeer juiste opvatting, dat het voor het individu van de grootste waarde is alles van zijn familie te weten, wat eugenetisch van beteekenis kan zijn. Daartoe heeft SCHEIDT een aantal schema's uitgewerkt, waarin deze gegevens, of, beter, waarin een zooveel mogelijk complete persoonsbeschrijvingen kan worden opgenomen. Het belang van een dergelijk, zonder terughouding of valsche schaamte samengesteld register, is zonder meer duidelijk. Voor den geneesheer zal het vaak mogelijk zijn, aan de hand daarvan, met grootere mate van zekerheid den aard van een ziekte of afwijking te bepalen; voor hen, die een huwelijk wenschen aan te gaan, zal in bepaalde gevallen de gezamenlijke beoordeeling van beider registers een waarschuwing kunnen geven ten aanzien van de te verwachten nakomelingschap, waardoor veel gezinsleed kan worden voorkomen. Dat een algemeen gebruik van een dergelijk familieregister niet slechts individueele, doch tevens een zeer groote maatschappelijke waarde zou hebben, behoeft geen betoog.

H. N. KOOIMAN.

# A LIST OF CHROMOSOME NUMBERS IN ANGIOSPERMS

BY

L. O. GAISER

(Accepted for publication July, 1926)

The great value of TISCHLER's (1921/22) Chromosome Table to students who are interested in comparative studies of groups of plants and their chromosome numbers has prompted my attempt to collect and tabulate further data on chromosome investigations of the Angiosperms. The list published by MARCHAL in 1920 had been compiled in 1914 but unfortunately not published earlier. Comparison of MARCHAL's work with that of TISCHLER afforded many additions for my list, his own investigations on many different genera forming a large contribution. I have listed these as 1920, consistently with the date of his publication. Recently RUTY (1925b) has given a Bibliography of all the Angiosperms for which the development of the embryosac, the development of the pollen or vegetative or reduction mitoses have been studied. His extensive bibliography of about twelve hundred authors has been of great value to me.

This list includes chiefly the data published during the years between 1921 and the close of 1925. Some earlier references have been added, such as those included by MARCHAL but not by TISCHLER. Wherever species whose chromosome numbers already have been given by TISCHLER are found here, the name and date of the investigator are enclosed in parentheses. It was felt that it is of importance to include these so that the reader might at once know whether the later investigations varied from or confirmed the earlier ones. A species or any of its varieties previously reported is repeated when adding other varieties of the same species.

I have arranged a column for the diploid as well as the haploid



chromosome numbers to show whether the counts have been made in the somatic or reduction division or in both. Where bivalent and univalent chromosomes have been found during the reduction division<sup>1)</sup>, TACKHOLM's (1922) method of designating the latter by use of the sub-figure (<sub>1</sub>) has been adopted. No attempt to indicate trivalents has been made because of the varied use of that word in botanical literature. Where heterochromosomes have been reported explanations have been added in the footnotes. Whenever species were placed by the investigator in their sections, the same arrangement has been adopted here. In the case of *Oenothera* and *Datura*, where numerous mutants have the same chromosome number, the lists are in paragraph form. The arrangement of orders and families is according to ENGLER and GILG (1919).

The vast amount of literature on the subject of chromosome numbers published in journals of many languages suggests the possibility of some omissions. This attempt invites the cooperation of other students to make further addenda so that by successive additions we may tabulate the rapidly increasing amount of information.

I greatly appreciate Prof. R. A. HARPER's suggestion to undertake this in connection with my study of the chromosome numbers in *Anthurium*<sup>2)</sup>. I am indebted also to Miss ELIZABETH CALKINS for valuable assistance in arranging this table.

McMaster University,  
Toronto, Ontario, Canada,  
May 20, 1926

<sup>1)</sup> In these cases the n-column does not contain the haploid number, but the numbers of bivalent and univalent chromosomes, joined by a + sign. Note of the editor.

<sup>2)</sup> "Chromosome Numbers and Species Characters in *Anthurium*", now in press.

## DICOTYLEDONEAE.

	n	2n	
<b>PIPERALES.</b>			
<b>PIPERACEAE.</b>			
<i>Peperomia Verschaffellii</i> LEM.	12		ABELE 1923.
" <i>metallica</i> L. LINDEN			
et RODIGAS . . .	12		"    "
<b>SALICALES.</b>			
<b>SALICACEAE.</b>			
<i>Populus tremula</i> L.	19	38 <sup>1)</sup>	BLACKBURN & HARRISON 1924a
" <i>nigra</i> L.	19	38	"    "    "    "
" <i>balsamifera</i> L. . . .	38	ca. 76	"    "    "    "
"    "    "    "	19 <sup>2)</sup>		MEURMAN 1925.
" <i>trichocarpa</i> HOOKER .	19 <sup>2)</sup>		"    "
" <i>Simoni</i> CARRIÈRE	38 <sup>1 2)</sup>		"    "
<b>SALIX.</b>			
Section <i>Pentandrae</i>			
<i>Salix pentandra</i> L.	38	70 +	BLACKBURN & HARRISON 1924a
" <i>lucida</i> MÜHL . . . .	38 <sup>2)</sup>	70 +	"    "    "    "
" <i>pentandra</i> var. <i>angustifolia</i> . . . .	38	70 +	"    "    "    "
Section <i>Mygdalinae</i>			
<i>Salix triandra</i> L. (from Bedfordshire) .	19	38	BLACKBURN & HARRISON 1924a.
" <i>triandra</i> L. (from Kew)	22	40 +	"    "    "    "
Section <i>Fragiles</i>			
<i>Salix fragilis</i> L. . . . .	38	76	BLACKBURN & HARRISON 1924a
"    "    var. <i>Basfordiana</i>	38		"    "    "    "
Section <i>Albae</i>			
<i>Salix alba</i> L. . . . .	38	76	BLACKBURN & HARRISON 1924a.
Section <i>Pruinosae</i>			
<i>Salix daphnoides</i> VILL . . . .	19	38	BLACKBURN & HARRISON 1924a.
Section <i>Purpureae</i>			
<i>Salix purpurea</i> L. . . . .	19	34-40	BLACKBURN & HARRISON 1924a.

<sup>1)</sup> BLACKBURN & HARRISON found one lobed chromosome apparently homologous with a smaller chromosome. As a result they conclude that „some evidence exists of heterochromosomes, probably sex-determining in their import.”

<sup>2)</sup> MEURMAN found a pair of heterochromosomes in each of the three species of *Populus* studied, so that for *P. balsamifera* and *P. trichocarpa* haploid  $\delta = 18 + X$  or  $18 + Y$ , and presumably haploid  $\varphi = 18 + X$ .

<sup>3)</sup> According to HARRISON (1926), this species has heterochromosomes.

SALICACEAE (continued).	n	2n	
SALIX (continued).			
Section <i>Capreae</i> .			
<i>Salix Caprea</i> L. . . . .	19	38	BLACKBURN & HARRISON 1924a.
„ <i>cinerea</i> L. . . . .	38 <sup>1)</sup>	76	„ „ „ „
„ <i>aurita</i> L. . . . .	38 <sup>1)</sup>	76	„ „ „ „
Section <i>Argenteae</i> .			
<i>Salix repens</i> L. . . . .	19	38	BLACKBURN & HARRISON 1924a
Section <i>Mvtrosalix</i> KERNER			
<i>Salix myrsinites</i> L. . . . .		38	BLACKBURN & HARRISON 1924a
Section <i>Phylicifoliae</i> .			
<i>Salix Andersoniana</i> SM.	57 <sup>1)</sup>	100 +	BLACKBURN & HARRISON 1924a
„ <i>phylicifolia</i> L. . . . .	44	85-90	„ „ „ „
Section <i>Viminalis</i> .			
<i>Salix viminalis</i> L. . . . .	19 <sup>2)</sup>	38	BLACKBURN & HARRISON 1924a.
Phen-Hybrids			
<i>Salix viminalis</i> × <i>purpurea</i> ( <i>Salix rubra</i> SM.) . . . . .	19	38	BLACKBURN & HARRISON 1924a
„ <i>Caprea</i> × <i>lanata</i> . . . . .	19		„ „ „ „
„ <i>aurita</i> × <i>phylicifolia</i> . . . . .	21 <sup>3)</sup>		„ „ „ „
URTICALES.			
MORACEAE			
<i>Humulus japonicus</i> . . . . .	10 <sup>3)</sup>	20	(TOURNOIS 1914, WINGE 1917) <sup>4)</sup> , WINGE 1923.
„ <i>Lupulus</i> . . . . .	10 <sup>3)</sup>	20	(TOURNOIS 1914, WINGE 1914), WINGE 1917, 1923.
<i>Cannabis sativa</i> . . . . .	10 <sup>6)</sup>		(STRASBURGER 1910a), McPHILL 1924
„ var. <i>Tochigi</i> . . . . .	10	20	HIRATA 1924
„ „ var. <i>Karafuto</i> . . . . .	10	20	„ „
„ „ l. var. <i>Kil</i> DC . . . . .		20 & 40	DE LITARDIERI 1925
„ „ l. var. <i>communis</i> . . . . .		20 & 40	„ „
URTICACEAE			
<i>Urtica dioica</i> L. . . . .	16		(STRASBURGER 1910a)
„ „ l. . . . .	24 <sup>6)</sup>		MEURMAN 1925
„ <i>urens</i> L. . . . .	12		„ „
SANTALALES.			
LORANTHACEAE			
<i>Loranthus europaeus</i> . . . . .	9	18	PISK 1924.
<i>Arceuthobium oxycedri</i> . . . . .	13	26 <sup>7)</sup>	„ „
<i>Viscum album</i> . . . . .	10	20	„ 1923

<sup>1)</sup> According to HARRISON (1926), this species has heterochromosomes.

<sup>2)</sup> In this species there was a slight difference in the size of the members of a pair of chromosomes and this was taken as probable evidence of heterochromosomes.

<sup>3)</sup> In these species WINGE 1923 found heterochromosomes as follows: in the diploid ♀ - 18 + X + X, ♂ - 18 + X + Y, in the haploid ♀ - 9 + X, ♂ - 9 + X or 9 + Y.

<sup>4)</sup> In 1914 WINGE had counted only 8 chromosomes.

<sup>5)</sup> In 1909 STRASBURGER had counted only 9 chromosomes.

<sup>6)</sup> MEURMAN found heterochromosomes: haploid ♂ = 23 + X or 23 + Y.

<sup>7)</sup> Once 28 chromosomes were counted.

	n	2n	
<b>ARISTIOLOCHIALES.</b>			
<b>HYDNORACEAE</b>			
<i>Hydnora africana</i> THUNB. . . . .	24 <sup>1)</sup>		DASTUR 1921.
<b>POLYGONALES.</b>			
<b>POLYGONACEAE</b>			
<i>Rumex acetosa</i> . . . . .	8		(ROTH 1906).
" " . . . . .	7-8 <sup>2)</sup>	14-15	KIHARA & ONO 1924a, b, 1925, SINOTO 1924.
" <i>acetosella</i> L. . . . .	16		(ROTH 1906).
" " L. . . . .	20-21 <sup>3)</sup>		MEURMAN 1925, KIHARA 1925b.
" <i>thyrsoiflorus</i> FINGERH. . . . .	7 8 <sup>4)</sup>		MEURMAN 1925.
<i>Polygonum Savatieri</i> NAKAI . . . . .	10		SUGIURA 1925b.
<i>Fagopyrum esculentum</i> MOENCH . . . . .	8		(N. E. STEVENS 1912), TAYLOR 1925c
<b>CENTROSPERMAE.</b>			
<b>CHENOPODIACEAE</b>			
<i>Beta maritima</i> f. cult (beetroot) . . . . .	9 <sup>5)</sup>		(WINGE 1917), WINGE 1925.
" " f. " (sugar-beet) . . . . .	9		" " " "
<i>Spinacia oleracea</i> . . . . .	6		(STOMPS 1910, WINGE 1917), WINGE 1923.
<b>CARYOPHYLLACEAE</b>			
<i>Silene pendula</i> . . . . .	12	24	BLACKBURN 1924.
<i>Lychnis</i> spec. . . . .	6	12	(SYKES 1909)
" <i>divica</i> (L.) em MILI. . . . .		23-24	BLACKBURN 1923, 1924.
" <i>alba</i> MILI. . . . .	12 <sup>6)</sup>	24	" "
" <i>Flos-cuculi</i> . . . . .	12	24	BLACKBURN 1924
" <i>Flos-Jovis</i> . . . . .	12	24	" "
<i>Melandryum rubrum</i> . . . . .	12 <sup>7)</sup>	24	(STRASBURGER 1910b), SCHUR- HOFF 1925b, MEURMAN 1925, HEITZ 1925b

<sup>1)</sup> Twenty-three chromosomes were actually counted.

<sup>2)</sup> In this species KIHARA & ONO found heterochromosomes as follows. In the diploid, ♀ - 12a + M + M, ♂ - 12a + m<sub>1</sub> + M + m<sub>2</sub>; in the haploid, ♀ - 6a + M, ♂ - 6a + M or 6a + m<sub>1</sub> + m<sub>2</sub>.

<sup>3)</sup> MEURMAN (1925) found heterochromosomes in the haploid, ♂, 19 + 2X or 19 + Y. KIHARA (1925) reports diploid, ♂, 41 - 38a + X + X + Y, ♀, 42 - 38a + X + X + X + X.

<sup>4)</sup> In this species MEURMAN found heterochromosomes in the haploid ♂, 6 + X or 6 + 2Y.

<sup>5)</sup> MATTHIJSEN according to FRANCK (1911) found n = 8 for a cultivated form of *B. maritima*

<sup>6)</sup> As *Lychnis alba* and *Melandryum album* are probably synonymous, the results of BLACKBURN, who found an unequal pair of chromosomes in the reduction division of the pollen-mother-cells of *Lychnis alba* MILI., agree with those of WINGE (1923) and MEURMAN (1925). See also footnote <sup>1)</sup> next page.

<sup>7)</sup> MEURMAN found heterochromosomes in this species and in *M. album*, haploid ♂ - 11 + Y or 11 + X. HEITZ (1925b) confirmed this and found haploid, ♀ = 11 + X.

CARYOPHYLLACEAE (Cont'd)	n	2n	
<i>Melandryum</i> (Continued).			
<i>Melandryum album</i> . . . .	12 <sup>1)</sup>	24	(SCHURHOFF 1919), 1925b, WINGE 1923, HEITZ 1925a, b, MEURMAN 1925.
" <i>noctiflorum</i>	12 <sup>2)</sup>		SCHURHOFF 1925b.
<i>Melandryum</i> (Zwitter) . .	12 <sup>3)</sup>		BĚLAŘ 1925.
<i>Lychus alba</i> × <i>diouca</i> .	12		BLACKBURN 1924.
<b>RANALES.</b>			
<b>NYMPHAEACEAE</b>			
<i>Nelumbo lutea</i> WILLD. . .	ca. 8		FARR 1922.
<b>RANUNCULACEAE.</b>			
<i>Aquilegia canadensis</i> . .	7		WINGE 1925.
" <i>caerulea</i> .	7		" "
" <i>nigricans</i> <sup>4)</sup> .	7		" "
" <i>vulgaris</i> .	7		" "
<i>Delphinium Ajacis</i> . . .	12		(OVERTON 1893a, b, OSTERWAL- DER 1898), v. BOENICKE 1911.
<i>Aconitum napellus</i> .	12	ca. 24	E. OVERTON 1893b, 1894.
<i>Clematis recta</i>		16	GUIGNARD 1885
<i>Ranunculus repens</i> . . .	12		MARCHAL 1920
" <i>acris</i> L.		12	SOROKINE 1924.
"    "    L.		13	" "
"    "    L.		14	" "
"    "    L.		15	" "
"    "    L.		18	" "
<b>BERBERIDACEAE</b>			
<i>Podophyllum peltatum</i>	8	16	J. OVERTON 1905, 1922, MORTIER 1907.
"    "    .		12	DE LITARDIÈRE 1921.
<b>CALYCANTHACEAE</b>			
<i>Calycanthus fertilis</i>	12		SCHURHOFF 1922.
" <i>floridus</i>	12		(J. B. OVERTON 1905, PETER 1920), SCHURHOFF 1922.
" <i>occidentalis</i>	10		(PETER 1920):
"    "    .	12		SCHURHOFF 1922.

<sup>1)</sup> For this species WINGE (1923) and MEURMAN (1925) found heterochromosomes: In the diploid, ♀ = 22 + X + X, ♂ = 22 + X + Y, in the haploid, ♀ = 11 + X, ♂ = 11 + X or 11 + Y.

<sup>2)</sup> Though a difference was noted in the form of one pair of chromosomes in diakinesis, no size differences in a pair of chromosomes were distinguished in later stages, as in *M. album* or *M. rubrum*.

<sup>3)</sup> In nine *Melandryum*-„Zwitter” BĚLAŘ found a typical X-Y pair of chromosomes.

<sup>4)</sup> According to WINGE the plant investigated was not altogether in accordance with the specific description of *Aquilegia nigricans*.

## RHOEADALES.

## PAPAVERACEAE

	n	2n
<i>Eschscholtzia aurantiaca</i> . . .	6	WINGE 1925.
„ <i>californica</i> . . .	6	„ „
„ <i>Douglasii</i> . . .	6	„ „
„ <i>caespitosa</i> (= <i>tenuifolia</i> ). . .	6	„ „
<i>Chelidonium majus</i> . . .	8	(v. BOENICKE 1911).
„ „ . . .	6	(WINGE 1917), MARCHAL 1920.
„ <i>laciniatum</i> . . .	8	(v. BOENICKE 1911).
„ „ . . .	6	(WINGE 1917), MARCHAL 1920.
<i>Papaver atlanticum</i> . . .	7	LJUNGDAHL 1922.
„ <i>lateritium</i> . . .	7	„ „
„ <i>persicum</i> . . .	7	„ „
„ <i>tauricolum</i> . . .	7	„ „
„ <i>hybridum</i> . . .	7	„ „
„ <i>nudicaule</i> <sup>1)</sup> . . .	7	LJUNGDAHL 1922, 1924.
„ „ var. <i>striatocarpum</i> (FEDDE) . . .	35	LJUNGDAHL 1922, 1924.
„ <i>alpinum</i> <sup>1)</sup> . . .	7	„ „ „
„ <i>Rhocas</i> <sup>1)</sup> . . .	7	(TAHARA 1915), LJUNGDAHL 1924.
„ <i>pilosum</i> . . .	14	LJUNGDAHL 1922.
„ <i>dubium</i> <sup>1)</sup> . . .	14	„ „
„ <i>orientale</i> L. . . .	21	(TAHARA 1915), YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922.
„ <i>radicatum</i> ROTTB. . .	35	LJUNGDAHL 1924.
„ <i>somniferum</i> L. . . .	11	(TAHARA 1915), YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922.
„ <i>scitigerum</i> . . .	22	LJUNGDAHL 1922.
„ <i>atlanticum</i> × <i>dubium</i> . . .	21	„ „
„ <i>somniferum</i> L. × × <i>orientale</i> <sup>2)</sup> . . .	11 + 10 <sub>1</sub>	32 YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922.
„ <i>nudicaule</i> × <i>radicatum</i> ROTTB. . . .	21	LJUNGDAHL 1924.
„ „ × <i>nudicaule</i> var. <i>striatocarpum</i> (FEDDE) . . .	21	„ „
„ „ < ( <i>nudicaule</i> × <i>nudicaule</i> var. <i>striatocarpum</i> ) . . .	14	„ „
CAPPARIDACEAE		
<i>Cleome spinosa</i> L. . . . .	38	TAYLOR 1925c.

<sup>1)</sup> LJUNGDAHL (1922) in her list, pp. 103—104, refers to „*nudicaule*-Formen, *alpinum*-Formen, mehreren *Rhocas*-Formen und mehreren *dubium*-Formen.”

<sup>2)</sup> YASUI produced three hybrids by crossing three forms of *P. somniferum* L., namely, white double and single and red double, with *P. orientale* L.

CRUCIFERAE	n	2n	
<i>Sinapis arvensis</i> L. . . . .		18	KARPECHENKO 1922—1923.
„ <i>alba</i> L. . . . .		24	„ „ „
„ <i>dissecta</i> LAG. . . . .		24	„ „ „
<i>Brassica oleracea</i> L., f. cult. . .	9		WINGE 1925.
„ „ L. var. <i>capitata</i> L. . . .		18	KARPECHENKO 1922—1923.
„ „ L. var. <i>capitata</i> „Tamana” . .	9		SHIMOTOMAI 1925.
„ „ L. var. <i>acephala</i> D.C. „Habotan” .	9		„ „
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>acephala</i> D.C., „Tronchuda” . . . .		18	KARPECHENKO 1922—1923.
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>acephala</i> D.C. „Mosbacher”		18	„ „ „
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>acephala</i> D.C. „Baumkohl, blauer” . . . .		18	„ „ „
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>gemmifera</i> ZENK. „Komo-chitamana” .	9		SHIMOTOMAI 1925.
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>gemmifera</i> D. C. . . . .		18	KARPECHENKO 1922—1923.
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>sabauda</i> L. . . . .		18	„ „ „
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>sabauda</i> L. . . . .	9	18	KARPECHENKO 1924.
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>gongylodes</i> L. . . . .		18	„ 1922—1923.
„ <i>oleracea</i> L. var. <i>botrytis</i> L., sub-var. <i>cauliflora</i> GARS. . . . .		18	„ „ „
„ <i>oleracea</i> pro <i>ol. napus</i> L. var. <i>hongnoensis</i> LÉVEILLÉ (1912) .		18	„ „ „
„ <i>Rapa</i> L., var. <i>campestris</i> KOCH. . . . .		20	„ „ „
„ <i>Rapa</i> L., var. <i>oleifera annua</i> METZG. . . . .		20	„ „ „
„ <i>Rapa</i> L., var. <i>rapifera</i> METZG. <sup>1)</sup> . . . . .		20	„ „ „
„ <i>Rapa</i> L., f. „Akadamarukabu” . . . . .	10		SHIMOTOMAI 1925.

<sup>1)</sup> Three different forms, the names of which are given in russian, have been investigated.

CRUCIFERAE (Continued).	n	2n
<i>Brassica</i> (Continued).		
<i>Brassica chinensis</i> L., „Shakushina” . . . . .	10	SHIMOTOMAI 1925.
„ <i>chinensis</i> L. . . . .	20	KARPECHENKO 1922—1923.
„ <i>japonica</i> SIEB., „Mizuna” . . . . .	10	SHIMOTOMAI 1925.
„ <i>pekinensis</i> RUPR. (= B. Pe-tsai, BAILEY) f. „Chosenhakusai” . . . . .	10	„ „
„ <i>campestris</i> . . . . .	10	(TAKAMINE 1916).
„ <i>campestris</i> L. f. „Aburana Tohkowase” . . . . .	10	SHIMOTOMAI 1925.
„ <i>campestris</i> L. var. <i>dentata</i> MATSUM et NAKAI, „Santona” . . . . .	10	„ „
„ <i>cernua</i> HEMSL., „Kara-shina” . . . . .	18	„ „
„ <i>junceae</i> Coss. „Okarashi” . . . . .	18	„ „
„ <i>junceae</i> CZERN., var. <i>seminibus fuscis</i> BATAL. . . . .	36	KARPECHENKO 1922—1923.
„ <i>Napus</i> L. . . . .	16	(LAIBACH 1907).
„ „ L. var. <i>oleifera</i> <i>hyemalis</i> „Doll” . . . . .	36	KARPECHENKO 1922—1923.
„ <i>Napus</i> L. var. <i>esculenta</i> D.C. . . . .	36	„ „ „
„ <i>nigra</i> KOCH . . . . .	16	„ „ „
„ ( <i>Br. Rapa?</i> ) . . . . .	20	„ „ „
„ „ „southern curled” <sup>1)</sup> ( <i>Br. juncea?</i> ) . . . . .	36	„ „ „
<i>Raphanus raphanistrum</i> L. . . . .	18	„ „ „
„ <i>sativus</i> L. prol. <i>radicula</i> PERS. . . . .	18	„ „ „
„ <i>sativus</i> L. prol. <i>niger</i> PERS. . . . .	18	„ „ „
„ <i>sativus</i> L. prol. <i>oleiferus</i> METZG . . . . .	18	„ „ „
„ <i>sativus</i> L. . . . .	9	18 KARPECHENKO 1924.
„ „ L. × <i>oleracea</i> var. <i>gongylodes</i> L. <sup>2)</sup> . . . . .	18 <sub>1</sub>	18 „ „
„ <i>sativus</i> L. × <i>oleracea</i> var. <i>capitata</i> L. <sup>3)</sup> . . . . .	18 <sub>1</sub>	18 „ „
„ <i>acanthiiformis</i> var. <i>gigantissimus</i> NAKAI . . . . .	18	SINOTO 1925b.

<sup>1)</sup> For the name of this species, given by KARPECHENKO in Russian, a dash is here used.

<sup>2)</sup> Four hybrids of this type were studied. The parental chromosomes are not paired in diakinesis.

<sup>3)</sup> Two hybrids of this type were studied. The parental chromosomes are not paired in diakinesis.



CRUCIFERAE (continued).		n	2n	
<i>Cardamine pentaphylla</i> . . . .	24	ca. 48	SCHWARZENBACH 1922.	
„ <i>polyphylla</i> . . . .	24	42-48	„	„
„ <i>pinnata</i> . . . .	24	40-48	„	„
„ <i>bulbifera</i> . . . .	30-32, 61-91	53-64	„	„
„ <i>pentaphylla</i> × <i>polyphylla</i> . . . .	24		„	„
<i>Capsella Heegeri</i> . . . .	16		MARCHAL 1920.	
„ <i>Viguieri</i> . . . .	8		„	„
<i>Erophila verna</i> . . . .	7		WINGE 1925.	
„ <i>cochleoides</i> . . . .	12		BANNIER 1923.	
„ <i>violaceo-petiolata</i> . . . .	12		„	„
„ <i>confertifolia</i> . . . .	24		„	„
<i>Stenophragma thalianum</i> . . . .	5		(LAIBACH 1907), WINGE 1925.	
<b>ROSALES.</b>				
<b>SAXIFRAGACEAE</b>				
<i>Saxifraga decipiens</i> . . . .	16		SCHURHOFF 1925a.	
„ <i>granulata</i> . . . .	30		(JUEL 1907).	
„ „ . . . .	16		SCHURHOFF 1925a.	
„ <i>decipiens</i> × <i>granulata</i> <sup>1)</sup> . . . .	16		„	„
<i>Ribes alpinum</i> . . . .	8	16	MEURMAN 1925.	
<b>ROSACEAE</b>				
<b>CRATAEGUS.</b>				
Section <i>Punctatae</i> .				
<i>Crataegus Collina</i> CHAPM. . . .	16		LONGLEY 1924b.	
„ <i>punctata</i> JACQ. . . .	16		„	„
„ <i>pausiacae</i> ASHE. . . .	24		„	„
„ <i>vicina</i> SARG. . . .	24		„	„
Section <i>Rotundifoliae</i> .				
<i>Crataegus Margaretta</i> ASHE. . . .	16		„	„
„ <i>Bructiana</i> SARG. . . .	24		„	„
„ <i>Jackii</i> SARG. . . .	24		„	„
„ <i>Dodgeti</i> ASHE. . . .	24		„	„
„ <i>rotundifolia</i> MOEN. . . .	32		„	„
„ „ var. <i>pubera</i> SARG. . . .	32		„	„
Section <i>Mollis</i> .				
<i>Crataegus mollis</i> SCHEELE . . . .	16		„	„
„ <i>Treleasei</i> SARG. . . .	16		„	„
„ <i>sera</i> SARG. . . .	16		„	„
„ <i>Arnoldiana</i> SARG. . . .	24		„	„
„ <i>lanuginosa</i> SARG. . . .	24		„	„
„ <i>diffusa</i> SARG. . . .	24		„	„
„ <i>disperma</i> ASHE. . . .	ca. 24		„	„

<sup>1)</sup> Two hybrids of this type were studied.

ROSACEAE (continued).	n	2n
CRATAEGUS (continued).		
Section <i>Macracanthae</i> .		
<i>Crataegus tomentosa</i> L. . . . .	16	LONGLEY 1924b.
" <i>Chapmanii</i> (BEADLE)		
ASHE . . . . .	24	"    "
Section <i>Virides</i> .		
<i>Crataegus nitida</i> SARG. . . . .	16	"    "
Section <i>Intricatae</i> .		
<i>Crataegus cuprea</i> SARG. . . . .	16	"    "
" <i>Beali</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Boyntoni</i> BEADLE . . . . .	24	"    "
" <i>dacroides</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>flavida</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>inducta</i> ASHE. . . . .	24	"    "
" <i>intricata</i> LAGNE . . . . .	24	"    "
" <i>meticulosa</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Bisselli</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Buckleyi</i> BEADLE . . . . .	24	"    "
" <i>Delosii</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>foetida</i> ASHE. . . . .	24	"    "
" <i>infera</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>modesta</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Painteriana</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>pinetorum</i> BEADLE . . . . .	24	"    "
" <i>padifolia</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Sargentii</i> BEADLE . . . . .	24	"    "
" <i>vericunda</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>pusilla</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Stoneri</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>Wheeleri</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>pygmaea</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>apposita</i> SARG. . . . .	32	"    "
" <i>Bartoniana</i> SARG. . . . .	32	"    "
" <i>Peckii</i> SARG. . . . .	32	"    "
" <i>pallens</i> BEADLE . . . . .	32	"    "
Section <i>Crus-galli</i> .		
<i>Crataegus Canbyi</i> SARG. . . . .	16	"    "
" <i>Crus-galli</i> L. . . . .	24	"    "
" <i>Palmeri</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>rotunda</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>phlebodia</i> SARG. . . . .	24	"    "
" <i>rivalis</i> SARG. . . . .	24	"    "
Section <i>Oxyacanthae</i> .		
<i>Crataegus Oxyacantha</i> L. . . . .	16	"    "

ROSACEAE (continued).	n	2n	
CRATAEGUS (continued).			
Section <i>Oxyacantha</i> e (cont'd).			
<i>Crataegus monogyna</i> JACQUIN .	16		(VON MEYER 1915), LONGLEY 1924b.
" <i>sanguinea microphylla</i> SCHRAD. .	16		LONGLEY 1924b.
Section <i>Pruinosae</i> .			
<i>Crataegus cognata</i> SARG. . . .	24		LONGLEY 1924b.
" <i>fusca</i> SARG. . . . .	24		" "
" <i>delawarensis</i> SARG. .	24		" "
" <i>pruinosa</i> C. KOCH .	24		" "
Section <i>Coccineae</i> .			
<i>Crataegus assurgens</i> SARG	24		" "
" <i>Eamesii</i> SARG. .	24		" "
" <i>flabellata</i> SARG	24		" "
" <i>exclusa</i> SARG. . . .	24		" "
" <i>fluviatilis</i> SARG. .	24		" "
" <i>Holmesiana</i> ASHF .	24		" "
" <i>Hullii</i> SARG. . . .	24		" "
" <i>Pringlei</i> SARG.	24		" "
" <i>sertata</i> SARG. . . .	24		" "
" <i>lobulata</i> SARG. .	24		" "
" <i>pedicellata</i> SARG. .	24		" "
" <i>tardipes</i> SARG. .	24		" "
Section <i>Tenuifoliae</i>			
<i>Crataegus paucispina</i> SARG. .	24		" "
" <i>lardu</i> SARG. . . .	24		" "
" <i>pentandra</i> SARG.	24		" "
" <i>Forbesae</i> SARG. .	32		" "
Section <i>Asperifoliae</i> .			
<i>Crataegus asperifolia</i> SARG.	24		" "
Section <i>Douglasianae</i>			
<i>Crataegus Douglasii</i> LINDL. .	24		" "
Section <i>Dilatatae</i>			
<i>Crataegus coccinoides</i> ASHF. .	24		" "
Section <i>Uniflorae</i> .			
<i>Crataegus Smithii</i> SARG. . . .	ca. 24		" "
Section <i>Triflorae</i> .			
<i>Crataegus triflora</i> CHAPM. . .	ca. 24		" "
RUBUS.			
Section <i>Ideobatus</i> FOCKE.			
<i>Rubus illicebrosus</i> FOCKE . .	7		LONGLEY & DARROW 1924, LONGLEY 1924a.
" <i>lasiostylus</i> . . . . .	7		LONGLEY & DARROW 1924.
" <i>coreanus</i> . . . . .	7		" " "
" <i>phoenicolasius</i> . . . .	7		" " "
" <i>adenophorus</i> . . . .	7		" " "
" <i>innominatus</i> . . . .	7		" " "



ROSACEAE (continued).		n	2n	
RUBUS (continued)				
Section <i>Eubatus</i> Focke (cont'd).				
„ <i>Randii</i> (BAILEY) RYDB.	7			LONGLEY 1924a.
„ <i>villosus</i> (GRAY) AIT. . .	7			„ „
„ <i>setosus</i> var. . . . .	7			„ „
„ <i>caesius</i> var. <i>turkestanicus</i>				
REGEL . . . . .	14			„ „
„ <i>corylifolius</i> SM. . . . .	14			„ „
(Triploid group) <sup>1)</sup>				
<i>Rubus canadensis</i> L. . .	ca. 10			„ „
„ <i>setosus</i> BIGELOW . . .	ca. 10			„ „
„ <i>sativus</i> BRAINERD . . .	ca. 10			„ „
„ <i>glandicaulis</i> BLANCHARD	ca. 10	21		„ „
„ <i>biformispinus</i> BLANCHARD . . . . .	ca. 10			„ „
„ <i>orarius</i> BLANCHARD . . .	ca. 10			„ „
„ <i>amnicolus</i> BLANCHARD . .	ca. 10			„ „
„ <i>recurvans</i> BLANCHARD . .	ca. 10			„ „
„ <i>Andrewsianus</i> BLANCHARD . . . . .	ca. 10			„ „
„ <i>multiformis</i> BLANCHARD	ca. 10			„ „
„ <i>peculiaris</i> BLANCHARD . .	ca. 10			„ „
„ <i>tardatus</i> BLANCHARD . .	ca. 10			„ „
„ <i>thyrsoides</i> WIMM. . .	ca. 10			„ „
(Pentaploid group) <sup>1)</sup>				
<i>Rubus plicatifolius</i> BLANCHARD . . . . .	ca. 17			„ „
„ <i>hispidus</i> L. . . . .	ca. 17			„ „
(Hexaploid group) <sup>1)</sup>				
<i>Rubus arundinaceus</i> BLANCHARD . . . . .	ca. 21			„ „
„ <i>frondosus</i> BIGELOW . .	ca. 21			„ „
„ <i>Jeckylvanus</i> BLANCHARD	ca. 21			„ „
„ <i>semirectus</i> BLANCHARD	ca. 21			„ „
(Octoploid group) <sup>1)</sup>				
<i>Rubus</i> —? (A hispid-like form)	ca. 28			„ „
<i>Rubus lasiostylus dizygos</i> × <i>idaeus</i> (Hort. var. Superlative) . . . . .	7			LONGLEY & DARROW 1924.
„ <i>coreanus</i> × <i>strigosus</i> (Hort. var. Newman) . .	7			„ „ „
„ <i>innominatus</i> × <i>idaeus</i> (Hort. var. Superlative)	7			„ „ „

<sup>1)</sup> The irregularities in the heterotypic divisions of these groups make it difficult to give the exact number of chromosomes.

ROSACEAE (continued).	n	2n	
RUBUS (continued).			
Section <i>Eubatus</i> FOCKE (cont'd).			
<i>Rubus innominatus</i> × <i>idaeus</i> (Hort. var. Cuthbert) . . . . .	7		LONGLEY & DARROW 1924.
„ <i>occidentalis</i> × <i>idaeus</i> (Hort. var. Gregg × Wisbeck) . . . . .	7		„ „ „
„ <i>occidentalis</i> × <i>idaeus</i> (Hort. var. Royal) . . . . .	7		„ „ „
„ ( <i>occidentalis</i> × <i>idaeus</i> ) × <i>strigosus</i> (Hort. var. Cardinal) . . . . .	7		„ „ „
„ ( <i>occidentalis</i> × <i>idaeus</i> ) × <i>strigosus</i> (Hort. var. Royal × Newman) . . . . .	7		„ „ „
„ <i>occidentalis</i> × <i>strigosus</i> (Hort. var. Gregg × King) . . . . .	7		„ „ „
„ <i>idaeus</i> × <i>strigosus</i> (Hort. var. Cuthbert) . . . . .	7		„ „ „
„ <i>idaeus</i> × <i>strigosus</i> (?) (Hort. var. LaFrance × Ranere) . . . . .	21 <sub>1</sub>		„ „ „
„ <i>idaeus</i> × <i>strigosus</i> (?) (Hort. v. Erskine) . . . . .	21 <sub>1</sub>		„ „ „
<i>Geum rivale</i> . . . . .	21		WINGE 1925.
„ <i>urbanum</i> . . . . .	21		„ „
„ <i>rivale</i> × <i>urbanum</i> . . . . .	21		„ „
<i>Alchemilla alpina</i> . . . . .	32		MURBECK 1901.
„ <i>leptoclada</i> . . . . .	32		STRASBURGER 1904b.
„ <i>arvensis</i> . . . . .	16		(MURBECK 1901, STRASBURGER 1904b).
„ „ . . . . .	24		Böös 1924.
ROSA.			
Subgenus <i>Hultheimia</i> FOCKE.			
<i>Rosa persica</i> MICH. . . . .	14		(TÄCKHOLM 1920), 1922.
Subgenus <i>Eurosa</i> FOCKE.			
Section <i>Systylae</i> DC.			
<i>Rosa arvensis</i> HUDS. . . . .	7	14	(BLACKBURN & HARRISON 1921). TÄCKHOLM 1922.
„ <i>sempervirens</i> L. . . . .	14		TÄCKHOLM 1922.
„ <i>phoenicea</i> BOISS. . . . .	14		„ „
„ <i>moschata</i> MILL. . . . .	14		„ „
„ „ var. <i>mas-</i> <i>tarana</i> CHRIST. . . . .	7		„ „
„ <i>Helenae</i> REHDER & WIL- SON . . . . .	7		„ „
„ <i>Rubus</i> LÉVL. & VANT <sup>1)</sup> . . . . .	7	14	TÄCKHOLM 1922.

<sup>1)</sup> In these tables the scheme used by TÄCKHOLM (1922, p. 240), of not mentioning all cytological types of each species investigated is followed. Footnotes cover such cases. Two cytological types, Nos. 8 and 9, of *Rosa Rubus* LÉVL. and VANT, were examined by TÄCKHOLM.

ROSACEAE (continued)	n	2n	
ROSA (continued)			
<i>Rosa lucens</i> ROLFE . . . . .	7	14	(TACKHOLM 1920), 1922.
„ <i>anemoniflora</i> FORT. . . . .		14	TACKHOLM 1922.
„ <i>multiflora</i> THUNB. <sup>1)</sup> . . . . .		14	„ „
„ <i>multiflora</i> THUNB. var. <i>cathayensis</i> REHDER & WILSON . . . . .		14	„ „
„ <i>Kelleri</i> BAKER . . . . .	7		„ „
„ <i>Jackii</i> REHDER . . . . .		14	„ „
„ <i>wichurana</i> CRÉP. . . . .		14	„ „
„ <i>setigera</i> MICHX. . . . .		14	„ „
„ „ „ . . . . .	7		„ „
Section <i>Banksiae</i> CRÉP.			
<i>Rosa Banksiae</i> R. . . . .		14	„ „
Section <i>Microphyllae</i> CRÉP.			
<i>Rosa microphylla</i> ROXB. var. <i>hirtula</i> REGEL <sup>2)</sup> . . . . .	7	14	(TACKHOLM 1920), 1922.
Section <i>Sericeae</i> CRÉP.			
<i>Rosa sericea</i> LINDL. . . . .		14	„ „ „
„ <i>sericea</i> LINDL. var. <i>pter-</i> <i>acantha</i> FRANCH. . . . .		14	TACKHOLM 1922
„ <i>omeiensis</i> ROLFE . . . . .		14	(TACKHOLM 1920), 1922
„ <i>omeiensis</i> ROLFE f. <i>inerm-</i> <i>is glandulosa</i> n. comb. . . . .		14	TACKHOLM 1922.
Section <i>Indicae</i> THORY.			
<i>Rosa chinensis</i> JACQ. f. <i>viridi-</i> <i>flora</i> DIPP. . . . .	7	14	TACKHOLM 1922
„ <i>chinensis</i> JACQ. f. <i>indica</i> KOEHL. <sup>3)</sup> . . . . .		28	(TACKHOLM 1920), 1922.
„ <i>chinensis</i> JACQ. f. <i>semper-</i> <i>florens</i> (CURT.) KOEHNE et ALMQUIST <sup>4)</sup> . . . . .	7+71	21	TACKHOLM 1922
Section <i>Carolinae</i> CRÉP.			
<i>Rosa carolina</i> L. <sup>5)</sup> . . . . .		14	(TACKHOLM 1920), 1922.
„ <i>nitida</i> WILLD. . . . .	7		„ „ „
„ <i>lucida</i> EHR. <sup>6)</sup> . . . . .	14	28	„ „ „
„ <i>humilis</i> MARSH. . . . .		28	„ „ „
Section <i>Cinnamomeae</i> .			
<i>Rosa cinnamomea</i> . . . . .	8		(STRASBURGER 1904b).

<sup>1)</sup> Three cytological types of *R. multiflora*, Nos. 13, 15 and 16, aside from *R. multiflora* THUNB. var. *cathayensis*, are included.

<sup>2)</sup> Two types, Nos. 77 and 78, are included.

<sup>3)</sup> Two types, Nos. 100 and 101, are included.

<sup>4)</sup> Two types, Nos. 191 and 192, are included.

<sup>5)</sup> Two types, Nos. 24 and 25, are included.

<sup>6)</sup> Two types, Nos. 114 and 115, are included.

ROSACEAE (continued).	n	2n	
Rosa (continued).			
Section <i>Cinnamomeae</i> (cont'd).			
<i>Rosa cinnamomea</i> L. <sup>1)</sup> . . . .	7	14	(TACKHOLM 1920), 1922.
" " L. <sup>2)</sup> . . . .	14		(TACKHOLM 1920), PENLAND 1923
" " L. f. <i>foecund-</i> <i>issima</i> (MUNCH) . . . .		14	TACKHOLM 1922.
" <i>cinnamomea</i> L. var. <i>glabri-</i> <i>folia</i> C. A. MEYER <sup>3)</sup> . .	7	14	" "
" <i>davurica</i> PALL. var. <i>lanci-</i> <i>folia</i> C. A. MEYER . . . .	7		" "
" <i>beggeriana</i> SCHRENK <sup>4)</sup> . .		14	(TACKHOLM 1920), 1922.
" <i>beggeriana</i> SCHRENK var. <i>typica</i> CHRIST. . . .		14	TACKHOLM 1922.
" <i>beggeriana</i> SCHENK var. <i>Silverhjelmiti</i> R. KELLER		14	" "
" <i>beggeriana</i> var. <i>glabrata</i> CHRIST. . . . .	7		" "
" <i>rugosa</i> THUNB. . . . .	7		(TACKHOLM 1920, BLACKBURN & HARRISON 1921).
" <i>rugosa</i> THUNB. <i>α ferox</i> (LAWR.) C. A. MEYER <sup>5)</sup>	7	14	TACKHOLM 1922.
" <i>rugosa</i> THUNB. <i>β kam-</i> <i>tschatica</i> (VENT) CRÉP <sup>6)</sup>		14	" "
" <i>rugosa</i> THUNB. <i>γ chamis-</i> <i>soniana</i> C. A. MEYER . .		14	" "
" <i>coruscans</i> WAITZ . . . .		14	" "
" <i>persetosa</i> ROLFE . . . .		14	" "
" <i>macrophylla</i> LINDL. . .	7		(TACKHOLM 1920), 1922.
" <i>elegantula</i> ROLFE <sup>7)</sup> . .	7		" " "
" <i>pseudo Luciae</i> AT. <sup>8)</sup>	7		TACKHOLM 1922.
" <i>webbiana</i> WALL. var. <i>micro-</i> <i>phylla</i> CRÉP. <sup>9)</sup> . . . .		14	" "
" <i>serotata</i> ROLFE <sup>10)</sup>	7	14	(TACKHOLM 1920), 1922.
" <i>Willmottiae</i> HEMSLE. . .		14	" " "

<sup>1)</sup> Three types of *Rosa cinnamomea* L. are included.

<sup>2)</sup> In 1920 TACKHOLM reported that certain varieties of *Cinnamomeae* are tetraploid while others are listed under the group of diploid forms.

<sup>3)</sup> Two types are included.

<sup>4)</sup> This seems to be omitted from TACKHOLM's table, p. 241, but is included in the text as no. 36, p. 109.

<sup>5)</sup> Three types are included.

<sup>6)</sup> Two types are included.

<sup>7)</sup> Two types are included.

<sup>8)</sup> This seems to be omitted from TACKHOLM's table, p. 241, but is included in the text as no. 50, p. 110.

<sup>9)</sup> In 1920 TACKHOLM did not list this variety but merely *R. webbiana*.

<sup>10)</sup> Three types are included.



ROSACEAE (continued).	n	2n	
Rosa (continued).			
Section <i>Cinnamomeae</i> (cont'd).			
<i>Rosa elymaitica</i> BOISS. & HAUS- KNECHT . . . . .		14	TACKHOLM 1922.
" <i>gymnocarpa</i> NUTT. . . . .		14	(TACKHOLM 1920), 1922, PEN- LAND 1923.
" <i>californica</i> CHAM. & SCHLECHT <sup>1)</sup> . . . . .	7	14	TACKHOLM 1922.
" <i>pisocarpa</i> A. GRAY <sup>2)</sup> . . . . .	7	14	(TACKHOLM 1920), 1922.
" <i>Woodsii</i> LINDL. . . . .	7		" " "
" <i>Macounii</i> GREENE <sup>3)</sup> . . . . .	7		TACKHOLM 1922, PENLAND 1923.
" <i>Fendleri</i> CRÉP. <sup>4)</sup> . . . . .	7	14	(TACKHOLM 1920), 1922.
" <i>hypoleuca</i> WOOTON & STANLEY . . . . .		14	TACKHOLM 1922.
" <i>laxa</i> RETZ. <sup>5)</sup> . . . . .	7		TACKHOLM 1922.
" " RETZ. <sup>6)</sup> . . . . .	14		" "
" <i>Moyesii</i> HEMSLEY & WIL- SON <sup>7)</sup> . . . . .		42	(TACKHOLM 1920), 1922.
" <i>Moyesii</i> HEMSLEY & WILSON f. <i>rosa</i> REHDER & WILSON . . . . .		28	" " "
" <i>Davidi</i> CRÉP. <sup>7)</sup> . . . . .	14		" "
" <i>setipoda</i> HEMSLEY & WIL- SON . . . . .	14		" " "
" <i>Hemsleyana</i> n. sp. <sup>8)</sup> . . . . .	21		TACKHOLM 1922.
" <i>Sweginowii</i> KÖHLNII . . . . .	21		" "
" <i>multibracteata</i> HEMSLEY . . . . .	14		" "
" <i>pendulina</i> L. <sup>9)</sup> . . . . .	14	28	(TACKHOLM 1920), 1922, PEN- LAND 1923.
" <i>pendulina</i> L. <i>pyrenaica</i> SER. . . . .		28	TACKHOLM 1922.
" <i>blanda</i> AIT. . . . .	7		(TACKHOLM 1920) PENLAND 1923.
" " AIT. <sup>10)</sup> . . . . .	14		TACKHOLM 1922.
" <i>suffulta</i> GREENE <sup>11)</sup> . . . . .	14		" "

<sup>1)</sup> *R. californica* CHAM. & SCHLECHT var. *fl. pl* is also included by TACKHOLM.

<sup>2)</sup> Three types are included.

<sup>3)</sup> Two types are included.

<sup>4)</sup> In 1920 TACKHOLM included a hexaploid form of *Rosa Fendleri*; in 1922 only 4 diploid forms are included.

<sup>5)</sup> This seems to be omitted from TACKHOLM's table, p. 241, but is included in the text, p. 109, as number 38.

<sup>6)</sup> Apparently omitted from TACKHOLM's table, p. 241, but is included in the text, p. 130, as no. 117.

<sup>7)</sup> Two types are included.

<sup>8)</sup> In 1920 TACKHOLM included several races of *Rosa setipoda* that were hexaploid, but in 1922 *Rosa hemsleyana* (n = 21) is described as a new species close to *Rosa setipoda*.

<sup>9)</sup> TACKHOLM (1922) includes five types of *Rosa pendulina* L.

<sup>10)</sup> Two types of *Rosa blanda* are included.

<sup>11)</sup> Two types of *Rosa suffulta* GREENE are included.

ROSACEAE (continued).	n	2n	
Rosa (continued).			
Section <i>Cinnamomeae</i> (cont'd).			
<i>Rosa fedtschenkoana</i> REGEL. <sup>1)</sup>	14		(TÄCKHOLM 1920), 1922.
„ <i>nutkana</i> PRESL. . . . .	7		(TÄCKHOLM 1920).
„ „ PRESL. <sup>2)</sup> . . . . .	21	42	(TÄCKHOLM 1920), 1922, PENLAND 1923.
„ <i>manca</i> GREENE . . . . .	21		(TÄCKHOLM 1920), 1922
„ <i>acicularis</i> f. <i>fennica</i> LALL. <sup>3)</sup>	21		TÄCKHOLM 1922, PENLAND 1923.
„ <i>acicularis</i> LINDL. a <i>fennica</i> LALL. . . . .	28		TÄCKHOLM 1922.
„ <i>bella</i> REHDER & WILSON var. <i>Wulfsu</i> nov. var. . . . .		28	„ „
Section <i>Pimpinellifoliae</i> DC.			
<i>Rosa Hugonis</i> HEMS. . . . .	14		(TÄCKHOLM 1920), 1922.
„ <i>Ecae</i> AITCH. . . . .	14		TÄCKHOLM 1922.
„ <i>pimpinellifolia</i> L. <sup>4)</sup> (various forms) . . . . .	14	28	(TÄCKHOLM 1920, 1922. (BLACKBURN & HARRISON 1921), PENLAND 1923.
„ <i>pimpinellifolia</i> L. var. <i>spinosissima</i> . . . . .	14		(BLACKBURN & HARRISON 1921).
„ <i>pimpinellifolia</i> L. var. <i>Ripartii</i> (DEGL.) R. KELLER <sup>5)</sup> . . . . .	14	28	TÄCKHOLM 1922.
„ <i>pimpinellifolia</i> L. var. <i>hispida</i> (SIMS) KOEHNE <sup>6)</sup> . . . . .		28	„ „
Section <i>Luteae</i> CRÉP.			
<i>Rosa lutea</i> MILL. <sup>7)</sup> . . . . .	28		(TÄCKHOLM 1920), 1922
„ „ „ var. <i>punicea</i> . . . . .	28		TÄCKHOLM 1922.
„ <i>hemisphaerica</i> HERRM. . . . .	14	28	(TÄCKHOLM 1920), 1922.
Section <i>Galliae</i> CRÉP.			
<i>Rosa gallua</i> L. <sup>8)</sup> (various forms) . . . . .	14	28	(TÄCKHOLM 1920), 1922.

<sup>1)</sup> According to TÄCKHOLM (1922) this species is the hybrid *acicularis* × *cinnamomea*; two types are included.

<sup>2)</sup> Five types are included.

<sup>3)</sup> TÄCKHOLM is not certain of the specific determination of this species.

<sup>4)</sup> Six types of *Rosa pimpinellifolia* L. are included by TÄCKHOLM (1922), the first according to him being synonymous with *Rosa spinosissima* L. PENLAND (1923) reports that varieties of *Rosa spinosissima* are tetraploid.

<sup>5)</sup> Three types of this variety are included.

<sup>6)</sup> In TÄCKHOLM's table, p. 241, there is listed *R. pimpinellifolia* var. *hirsuta*. On p. 136, as no. 146, there is given *R. pimpinellifolia* L. var. *hispida* (SIMS) KOEHNE.

<sup>7)</sup> This is not included in the table, page 241 (TÄCKHOLM 1922) but is listed on page 136, as no. 147.

<sup>8)</sup> Three types are listed (TÄCKHOLM 1922).

ROSACEAE (continued)	n	2n	
ROSA (continued).			
Section <i>Gallicae</i> CRÉP. (cont'd).			
<i>Rosa gallica</i> L. var. <i>pumila</i> (JACQ.) BRAUN . . .		28	TACKHOLM 1922.
„ <i>gallica</i> L. var. <i>provincialis</i> MILL. . . . .	14		„ „
„ <i>gallica</i> L. var. <i>conditorum</i>		28	„ „
„ „ L. var. <i>nana</i> . .		21	„ „
„ <i>francofurtana</i> MUNCH.		28	„ „
„ <i>francofurtana</i> MUNCH (cinn. × gall.) . . . 7 + 7 <sub>1</sub>		21	„ „
„ <i>damascena</i> MILL. . . . . 14		28	(TACKHOLM 1920), 1922
„ „ „ . . . . . 14 + 7 <sub>1</sub>		35	„ „ „
„ „ „ var <i>tri-</i> <i>gintipetala</i> (DIECK) . . . 14		28	„ „ „
„ <i>damascena</i> MILL. var. <i>variegata</i> hort. . . . .		28	„ „
„ <i>centifolia</i> var. <i>muscosa</i> SER <sup>1)</sup> . . . . .		28	„ „
„ <i>centifolia</i> var <i>major</i> hort 7 + 7 <sub>1</sub>		21	„ „
Section <i>Canninae</i> CRÉP.			
Subsection <i>Junzilliae</i> CRÉP.			
<i>Rosa Junzilli</i> var. <i>typica</i> R. KELL. <sup>2)</sup> . . . . . 7 + 28 <sub>1</sub>		42	TACKHOLM 1922.
Subsection <i>Rubrifoliae</i> CRÉP.			
<i>Rosa rubrifolia</i> VILL. . . . . 7 + 14 <sub>1</sub>		28	(TACKHOLM 1920), 1922
„ <i>rubrifolia</i> var <i>glaucescens</i> (WULFEN) R. KELLER <sup>3)</sup> . . . 7 + 14 <sub>1</sub>		28	TACKHOLM 1922.
Subsection <i>Vestitae</i> R. KELLER.			
<i>Rosa mollis hesslensis</i> MAISS. var. <i>inversifolia</i> MATSS. <sup>4)</sup> . . . 7 + 14 <sub>1</sub>		28	„ „
„ <i>mollis hesslensis</i> MATTS. var <i>correctulidensis</i> MATTS. . . 7 + 14 <sub>1</sub>		28	„ „
„ <i>pomifera</i> HERRM <i>recond-</i> <i>ita</i> R. KELLER . . . . . 7 + 14 <sub>1</sub>		28	„ „
„ <i>pomifera Gracieri</i> R. KELL- LER. . . . . 7 + 14 <sub>1</sub>			„ „
„ <i>tomentosa</i> <sup>5)</sup> <i>umbelliflora</i> SW. . . . . 7 + 21 <sub>1</sub>			„ „
„ <i>tomentosa cuspidatoides</i> (CRÉP.) R. KELLER . . . . . 7 + 21 <sub>1</sub>		35	„ „

<sup>1)</sup> Two types are listed, (TACKHOLM 1922).

<sup>2)</sup> Five types are included, one of which according to MATSSON (TACKHOLM 1922) hardly corresponded to var *typica*. Another was reported upon (TACKHOLM 1920) under the name of *Rosa zagabiensis*.

<sup>3)</sup> Two types are included

<sup>4)</sup> Two types are included.

<sup>5)</sup> In 1920 TACKHOLM stated that all the examined forms of *R. tomentosa* were pentaploid.

## ROSACEAE (continued)

## Rosa (continued).

Section Caninae Crép. (cont'd). n      2n

*Rosa tomentosa coronifera*MATSS. <sup>1)</sup> . . . . . 7+21<sub>1</sub>      TACKHOLM 1922." *tomentosa Rostafinski*BLOCKY <sup>2)</sup> . . . . . 7+21<sub>1</sub>      35      "      "" *tomentosa sylvestris*WOODS. . . . . 7+21<sub>1</sub>      (BLACKBURN & HARRISON 1921)." *tomentosa scabruscula* Sm.7+21<sub>1</sub>      "      "      "      "

## Subsection Rubiginosae Crép.

*Rosa rubiginosa* L. <sup>3)</sup> . . . . . 7+21<sub>1</sub>      (TACKHOLM 1920), 1922." *rubiginosa* var. *comosa*Rip. . . . . 7+21<sub>1</sub>      (BLACKBURN & HARRISON 1921)." *rubiginosa* var. *comosa*(Rip.) DUM. (H.B. *R. rub*) 7+21<sub>1</sub>      35      TACKHOLM 1922." *rubiginosa* var. *apricorum*Rip. . . . . 7+21<sub>1</sub>      (BLACKBURN & HARRISON 1921)." *sicula* TRATT. .7+21<sub>1</sub>      (TACKHOLM 1920), 1922." *glutinosa* SIBTH. & SM. <sup>4)</sup> .7+21<sub>1</sub>      35      "      "      "" *glutinosa* SIBTH. & SM. var.*loclada* CHRIST . . . . . 7+28<sub>1</sub>      TACKHOLM 1922." *glutinosa libanotica* . .7+28<sub>1</sub>      (TACKHOLM 1920)." *elliptica* TAUSCH . . .7+21<sub>1</sub>      TACKHOLM 1922." *modora* FRIES . . . . .

42      "      "

" *ferox* M. B. Krim. Kauk. .

35      "      "

" *Scraphini* Viv. <sup>5)</sup> . . .7+21<sub>1</sub>      (TACKHOLM 1920), 1922." *agrestis* SAVI <sup>6)</sup> . . .7+21<sub>1</sub>      TACKHOLM 1922." *zagrabiensis* <sup>6)</sup> . . .7+28<sub>1</sub>      (TACKHOLM 1920)." *micrantha* . . .7+21<sub>1</sub>      "      "" *nitidula* <sup>7)</sup> . . .7+21<sub>1</sub>      "      "" *hungarica* <sup>7)</sup> . . .7+21<sub>1</sub>      "      "" *sylvicola* <sup>7)</sup> . . .7+21<sub>1</sub>      "      "" *Kluku* <sup>7)</sup> . . . . .7+28<sub>1</sub>      "      "" *junzilliana* <sup>7)</sup> . . . .7+28<sub>1</sub>      "      "" *Dinglers* <sup>7)</sup> . . . . .7+28<sub>1</sub>      "      "<sup>1)</sup> A mutant seedling of this form is also included by TACKHOLM, 1922, as no. 163, p. 185.<sup>2)</sup> Two types are included.<sup>3)</sup> Three types are included.<sup>4)</sup> Two types are included.<sup>5)</sup> Two types are included.<sup>6)</sup> This is included as no. 267, *Rosa Junzillii* var. *typica* R. KELL. on page 186, TACKHOLM 1922.<sup>7)</sup> These six species are probably included under other names in TACKHOLM (1922) as Nos. 211, 258, 254, 272, 266, and 268—69—70.

ROSACEAE (continued).	n	2n	
Rosa (continued).			
Section <i>Caninae</i> CRÉP. (cont'd).			
Subsection <i>Eucaninae</i> CRÉP.			
<i>Rosa stylosa</i> DESV. (2 different forms) . . . . .	7+21 <sub>1</sub>	35	(TACKHOLM 1920), 1922.
„ <i>stylosa</i> DESV. var. <i>evanida</i> CHRIST. <sup>1)</sup> . . . . .	7+28 <sub>1</sub>		TACKHOLM 1922.
„ <i>tomentella obtusifolia</i> DESV. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>tomentella</i> (3 other forms)	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>canina persaliciifolia</i> A. & M. . . . .	7+ca.20 <sub>1</sub>		(ROSENBERG 1909b).
„ <i>canina persaliciifolia</i> A. & M. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		(TACKHOLM 1920).
„ <i>canina</i> LINN. <i>flexibilis</i> DESEG. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		(BLACKBURN & HARRISON 1921).
„ <i>canina</i> var. <i>fallens</i> DESFG.	7+21 <sub>1</sub>		„ „ „ „
„ <i>canina</i> var. <i>separabilis</i> DESEG. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „ „ „
„ <i>canina</i> var. <i>Parisiensis</i> ROUY . . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „ „ „
„ <i>canina</i> L. <sup>2)</sup> <i>saliciifolia</i> AT. & MATSS. var. <i>plum- batella</i> MATSS. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		TACKHOLM 1922.
„ <i>canina</i> L. <i>tornata</i> MATSS. .	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>canina</i> L. <i>acututula</i> MATSS. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>canina</i> L. <i>allodonta</i> MATSS. var. <i>brachyodonta</i> MATSS.	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>canina</i> L. <i>Desvauxii</i> H.Br.	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>canina</i> L. <i>camuridens</i> MATSS. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>canina</i> L. <i>sarmentacea</i> Sw.	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>dumetorum</i> THUILL. <sup>3)</sup> <i>urb- ua</i> LEM. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		(BLACKBURN & HARRISON 1921).
„ <i>dumetorum</i> THUILL. <i>hemi- tricha</i> RIPP. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „ „ „
„ <i>dumetorum</i> THUILL. <i>The- denii</i> SCHEUTZ. . . . .	7+21 <sub>1</sub>		TACKHOLM 1922.
„ <i>dumetorum</i> THUILL. <i>leuc- antha</i> LOISEL <sup>3)</sup> . . . . .	7+21 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>glauca Afzeliana</i> Fr. . .	7+ca.20 <sub>1</sub>		(ROSENBERG 1909b).

<sup>1)</sup> A pentaploid form of *Rosa stylosa* is referred to by TACKHOLM (1920).

<sup>2)</sup> In 1920 TACKHOLM stated that all examined forms of *R. canina* and *R. dumetorum* were pentaploid. PENLAND (1923) reports that *Rosa dumetorum* „apparently is a pentaploid form.”

<sup>3)</sup> This form is not listed in TACKHOLM's table, page 242, but is included on page 178 as no. 220.

## ROSACEAE (continued).

n 2n

## ROSA (continued).

## Section Caninae CRÉP. (cont'd).

## Subsection Eucaninae CRÉP.

<i>Rosa glanica Afzeliana</i> Fr. . .	7+211		(TACKHOLM 1920).
" " <i>Jebei</i> AT. . . .	7+211		" "
" " <i>contracta</i> MATSS. .	7+211		" "
" " <i>Reuteri</i> GOD. . . .	7+211		(BLACKBURN & HARRISON 1921)
" " <i>venosa</i> SCHWARTZ .	7+211		" " " "
" " <i>subcristata</i> BAKER	7+211		" " " "
" " <i>stephanocarpa</i> . .	7+211		" " " "
" " <i>VILL. dilatans</i> AT.			
<i>lati-f.</i> . . . .	7+211		TACKHOLM 1922.
" " <i>VILL. dilatans</i> AT.			
<i>sub-f.</i> . . . .	7+211		" "
" " <i>VILL. cuneatula</i> AT.	7+211		" "
" " <i>VILL. uncigera</i> AT. <sup>1)</sup>	7+211	35	" "
" " <i>VILL. plebeja</i> AT. .	7+211		" "
" " <i>VILL. contracta</i>			
MATIS. var. <i>cristatella</i> AT	7+211		" "
" <i>glauca</i> VILL. <i>placida</i>			
MATSS. . . . .	7+211		" "
" <i>glauca</i> VILL. <i>concolor</i>			
HARTM. . . . .	7+211		" "
" <i>coriifolia solanifolia</i>			
MATSS. <sup>2)</sup> . . . .	7+211		(TACKHOLM 1920), 1922).
" <i>coriifolia</i> FRIES .	7+211		(BLACKBURN & HARRISON 1921).
" <i>coriifolia</i> var. <i>Lintoni</i>			
SCHEUTZ . . . .	7+211		" " " "
" <i>coriifolia</i> Matssonii AT. .	7+211		TACKHOLM 1922.
" <i>coriifolia</i> Matssonii AT.			
var. <i>firma</i> AT. . . .	7+211		" "
" <i>coriifolia</i> Matssonii AT.			
var. <i>lactula</i> AT. . . .	7+211		" "
" <i>coriifolia</i> Matssonii AT.			
var. <i>Wittrockii</i> AT. . .	7+211		" "
" <i>coriifolia bergiana</i> AT. . .	7+211		" "
" <i>coriifolia incrassata</i> AT	7+211	35	" "
" <i>coriifolia incrassata</i> AT. .			
<i>per-f.</i> . . . . .	7+211		" "
" <i>coriifolia tenuata</i> MATSS. .	7+211		" "
" <i>coriifolia helsingica</i> MATSS.	7+211		" "
" <i>coriifolia holmiensis</i> AT.			
& MATSS. . . . .	7+211		" "
" <i>coriifolia vanescens</i> AT. &			
MATSS. . . . .	7+211		" "

<sup>1)</sup> Two types are included.<sup>2)</sup> In 1920 TACKHOLM reported various forms of *R. coriifolia*, including *solanifolia* MATSS., to be pentaploid.

## ROSACEAE (continued).

n

2n

## Rosa (continued).

Subsection *Eucaninae* CRÉP.*Rosa coriifolia vanescens* AT. &MATSS. var. *frondescens*MATSS. . . . . 7+21<sub>1</sub>

TACKHOLM 1922.

„ *coriifolia maelarensis* AT. 7+21<sub>1</sub>

„ „

„ *coriifolia indutula* AL. . . 7+21<sub>1</sub>

„ „

## HYBRIDS.

*Rosa chinensis* × *multiflora*(R. *polyantha* hort.) var-

ious forms . . . . . 7 14

„ „

„ *chinensis* × *moschata* (R.*noisetiana*) . . . . . 7

„ „

„ *multiflora* × *wichurana*

14

„ „

„ *cinnamomea* × *rugosa* . 7

„ „

„ *macrophylla* × *rugosa* . 7

„ „

„ *microphylla* × *rugosa* 7 14

„ „

„ *calocarpa* (*chinensis* ×*rugosa*)? . . . . . 7

„ „

„ *Boursaultii* (*chinensis* ×*pendulina*)? . . . . . 7

„ „

„ *heterophylla* (*rugosa* ×*lutea*)? . . . . . 14

„ „

„ *chinensis* × *gallica*, „Re-

montants” . . . . . 14 28

TACKHOLM 1920, 1922.

„ *chinensis* × *gallica*, Tea

hybrids . . . . . 14

„ „ „

„ (*chinensis* × *gallica*) ×*hemisphaerica*, Pernetia-

na-Rose . . . . . 28

„ „ „

„ (*chinensis* × *gallica*) ×*rugosa* „K. F. MEYER” . 28

„ 1922.

„ *macrantha* (*gallica* × ?) . 28

„ „

„ *Dupontii* (*gallica* × ?) . 14 28

„ „

„ *pendulina* × *pimpinelli-**folia* (various forms) . . 14 28

„ „

„ *cinnamomea* × *pendulina* 7+7<sub>1</sub> 21

„ „

„ *pendulina* × *nutkana* . . 14+7<sub>1</sub> 35

„ „

„ *britzensis* . . . . . 14+7<sub>1</sub>

„ 1920, 1922.

„ *mollis* × *pimpinellifolia* 9-11+(R. *involuta*)<sup>1)</sup> . . . . . 17-13<sub>1</sub>

35

„ 1922.

„ *tomentosa* × *pimpinelli-**folia* (R. *involuta*) . . . 14+14<sub>1</sub>

42

„ 1920, 1922

„ *canina* × *pimpinellifolia*(R. *hibernica*) . . . . . 14+14<sub>1</sub>

42

„ „ „

„ *canina* × *pendulina* . . 14+14<sub>1</sub>

„ „ „

<sup>1)</sup> In 1920 TACKHOLM refers to „other forms of *involuta* (*villosa* × *pimpinellifolia*)’

## ROSACEAE (continued).

n

2n

*Rosa* (continued).

## HYBRIDS (continued).

<i>Rosa dumentorum</i> × <i>gallica</i> ( <i>R. alba</i> ) . . . . .	14+14 <sub>1</sub>	42	TÄCKHOLM 1922.
„ <i>rubiginosa</i> × <i>gallica</i> . . . . .	14+14 <sub>1</sub>		„ „
„ <i>coriifolia</i> Matssonii × 3-5+ <i>glauca contracta</i> . . . . .	22 <sub>1</sub> -18 <sub>1</sub>	28	„ „
„ <i>coriifolia solanifolia</i> × <i>glauca concolor</i> . . . . .		37	„ „
„ <i>coriifolia</i> Matssonii × 7-8+ <i>coriifolia incrassata</i> . . . . .	22 <sub>1</sub> -20 <sub>1</sub>	(36)	„ „
„ <i>canina</i> × <i>rubrifolia</i> ( <i>R. Pokornyana</i> ) . . . . .	ca. 11+ ca 18 <sub>1</sub>	40	„ „
„ <i>alba</i> × <i>canina</i> . . . . .	5-8+ 24 <sub>1</sub> -18 <sub>1</sub>	34	„ „
„ <i>agrestis</i> × <i>canina</i> . . . . .	7-9+ 21 <sub>1</sub> -17 <sub>1</sub>	35	„ „
„ <i>glutinosa</i> × ? . . . . .	7-9+ 21 <sub>1</sub> -17 <sub>1</sub>	35	„ „
„ <i>Sabini</i> Woods. ( <i>Rosa pimpinellifolia</i> × <i>tomentosa</i> , probably var. <i>sylvestris</i> ) . . . . .	14+14 <sub>1</sub>		BLACKBURN & HARRISON 1921, 1924b.
„ <i>Wilsoni</i> BARR. ( <i>Rosa tomentosa</i> , probably var. <i>sylvestris</i> × <i>pimpinellifolia</i> ) . . . . .	21	42	BLACKBURN & HARRISON 1924b.

## LEGUMINOSAE.

<i>Cassia tomentosa</i> . . . . .	12	HUS 1904, (SAXTON 1907).
<i>Lupinus angustifolius</i> . . . . .	20	WINGE 1925.
„ <i>mutabilis</i> . . . . .	24	„ „
<i>Cytisus Adami</i> . . . . .	24	48 STRASBURGER 1905, 1907.
<i>Melilotus alba</i> <sup>1)</sup> . . . . .	8	CASTETTER 1925.

## TRIFOLIUM.

## Section Chromosemium.

<i>Trifolium campestre</i> . . . . .	7	BLEIER 1925a, b.
„ <i>badium</i> . . . . .	7	„ 1925a, b.
„ <i>minus</i> . . . . .	14	„ 1925a, b.
„ <i>fuliforme</i> L. . . . .	14	KARPECHENKO 1925.
„ <i>procumbens</i> L. . . . .	14	„ „
„ <i>spadicum</i> L. . . . .	14	„ „

## Section Eumoria.

<i>Trifolium glomeratum</i> . . . . .	7	BLEIER 1925a, b.
„ <i>Thali</i> . . . . .	8	„ 1925a, b.
„ <i>hybridum</i> L. . . . .	8	„ 1925a, b.

<sup>1)</sup> CASTETTER studied both annual and biennial varieties.



LEGUMINOSAE (Continued).		n	2n	
<i>Trifolium</i> (Continued)				
Section <i>Eumoria</i> (Cont'd)				
<i>Trifolium hybridum</i> L. . . .			16	KARPECHENKO 1925.
" <i>montanum</i> L. . . . (9)? <sup>1)</sup>				BLEIER 1925a, b.
" "			16	KARPECHENKO 1925.
" <i>repens</i> L. . . . . ca. 12				(MARTIN 1914).
" " . . . . . 14				BLEIER 1925a, b.
" " . . . . .			32	KARPECHENKO 1925.
" " var. <i>sylvestre</i> <sup>2)</sup>			16	ERITH 1924.
" <i>ambiguum</i> MB. . . .			16	KARPECHENKO 1925.
" <i>parviflorum</i> EHRH. .			16	" "
Section <i>Galearia</i>				
<i>Trifolium fragiferum</i> L. . . .		8		BLEIER 1925a, b.
" "			16	KARPECHENKO 1925.
" <i>resupinatum</i> L. . . .		8		BLEIER 1925a, b.
" "			16	KARPECHENKO 1925.
" <i>tumens</i> STEV. . . .			16	" "
Section <i>Lupinaster</i>				
<i>Trifolium lupinaster</i> L. . . .			48	" "
Section <i>Eulagopus</i>				
<i>Trifolium arvense</i> . . . . .		7		BLEIER 1925a, b
" " . . . . .			14	KARPECHENKO 1925.
" <i>pratense</i> . . . . . ca. 12				(MARTIN 1914).
" " . . . . . 7				BLEIER 1925a, b.
" " . . . . .			14	KARPECHENKO 1925.
" <i>lappaceum</i> . . . . .		8		BLEIER 1925a, b.
" " . . . . .			16	KARPECHENKO 1925.
" <i>incarnatum</i> . . . . .		8		BLEIER 1925a, b.
" " . . . . .			14	KARPECHENKO 1925.
" <i>alpestre</i> . . . . .		8		BLEIER 1925a, b.
" " . . . . .			16	KARPECHENKO 1925
" <i>ochroleucum</i> . . . . .		8		BLEIER 1925a, b.
" <i>pannonicum</i> . . . . . ca.48-49				" 1925a, b.
" " JACQ. . . . .			ca.130	KARPECHENKO 1925.
" <i>medium</i> . . . . . ca.48-49				BLEIER 1925a, b.
" " L. . . . .			ca. 80	KARPECHENKO 1925.
" <i>scabrum</i> L. . . . .			16	" "
" <i>rubens</i> L. . . . .			16	" "
" <i>angustifolium</i> L. . . .			14	" "
" <i>maritimum</i> HUDS. . . .			16	" "
" <i>squarrosus</i> L. . . . .			14	" "
<i>Lathyrus odoratus</i> . . . . .		7		(WINGE 1919), LATTER 1925.

<sup>1)</sup> The number could not be determined with certainty to be 9.

<sup>2)</sup> The cultivated races *hollandicum* and *giganteum*, considered as *semigigas* and *gigas* forms of var. *sylvestre*, respectively, had also 32 diploid chromosomes.

LEGUMINOSAE (continued).	n	2n
<i>Pisum arvense</i> . . . . .	7	WINGE 1925.
„ <i>sativum</i> . . . . .	7	(CANNON 1903, NEMEC 1903a, b, 1904, STRASBURGER 1907, KEMP 1910, SAKAMURA 1916 (pub. by ISHIKAWA 1916), STRASBURGER 1911, SAKAMURA 1920), WINGE 1925.
„ „ <i>mut. fasciata</i> . . . . .	7	WINGE 1925.
„ „ „rogue” type <sup>1)</sup> . . . . .	7	„ „
„ „ (Pois turc) . . . . .	14	WELLENSIEK 1925a, b.
„ „ (Châtenay pea) . . . . .	14	„ 1925b.
<i>Glycine Soja</i> (Akasaya) . . . . .	38	YAMAH & SINOTO 1925.
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. . . . .	22	KARPECHENKO 1925b.
„ <i>multiflorus</i> WILLD. . . . .	22	„ „
„ <i>lunatus</i> L. . . . .	22	„ „
„ <i>Mungo</i> L. . . . .	22	„ „
„ <i>acutifolius</i> A. GRAY . . . . .	22	„ „
„ <i>aureus</i> ROXB. . . . .	22	„ „
„ <i>angularis</i> WILLD. . . . .	22	„ „
„ <i>trilobus</i> . . . . .	22	„ „
<i>Dolichos Lablab</i> L. . . . .	22	„ „
<i>Vigna catiag</i> (BURM.) WALP. . . . .	22	„ „
„ <i>unguiculata</i> (L.) WALP. . . . .	22	„ „

## GERANIALES.

## OXALIDACEAE.

<i>Oxalis floribunda</i> . . . . .	7	WINGE 1925.
------------------------------------	---	-------------

## TROPAEOLACEAE.

<i>Tropaeolum majus</i> . . . . .	14	WINGE 1925, SUGIURA 1925a.
-----------------------------------	----	----------------------------

## RUTACEAE.

<i>Aeglopsis chevalieri</i> SWINGLE . . . . .	9	LONGLEY 1925.
<i>Citropsis Schweinfurthii</i> (ENGL.) S. & MK. . . . .	9	„ „
<i>Citrus medica</i> LINN. . . . .	8	STRASBURGER 1907.
„ „ „ . . . . .	9	LONGLEY 1925.
„ <i>aurantium</i> L. . . . .	8	(STRASBURGER 1907).
„ „bizzaria” (probably a mixed chimera of <i>C. medica</i> L. and <i>C. aurantium</i> L.) . . . . .	8	„ „
„ <i>sinensis</i> OSBECK . . . . .	8	„ „
„ „ „ <sup>2)</sup> . . . . .	9	FROST 1925a, b, LONGLEY 1925.

<sup>1)</sup> Two „rogue” types are described by WINGE, 1925, but they „do not exactly correspond to any of those investigated by BATESON and PELLEW, 1915.”

<sup>2)</sup> LONGLEY 1925, investigated two horticultural varieties of *C. sinensis* OSBECK, Pineapple orange (seedless) and Valencia orange.

RUTACEAE (continued).		n	2n
<i>Citrus</i> (continued).			
<i>Citrus sinensis</i> OSBECK . . .	18		FROST 1925b.
" <i>Limonia</i> OSBECK . . .	ca. 18		" "
" " ST. MICHAEL . . .	9		FROST 1925a.
" <i>maxima</i> (BURM.) MER- RILL . . . . .	9		" "
" <i>nobilis</i> var. „unshiu” . . .	ca. 8		(OSAWA 1912).
" " var. „unshiu” SWINGLE . . . . .	9		LONGLEY 1925.
" <i>nobilis</i> var. <i>deliciosa</i> SWINGLE <sup>1)</sup> . . . . .	9		" "
" <i>limonium</i> RISSO . . . . .	9		" "
" <i>aurantifolia</i> SWINGLE <sup>2)</sup> . . .	9		" "
" <i>grandis</i> OSBECK <sup>3)</sup> . . . . .	9		" "
" <i>mitis</i> BLANCO . . . . .	9		" "
<i>Citrus nobilis</i> var. <i>deliciosa</i> × <i>Citrus grandis</i> . . . . .	9		" "
<i>Fortunella hindsii</i> (CHAMP.) SWINGLE . . . . .	18		" "
" <i>crassifolia</i> SWINGLE . . . . .	9		" "
" <i>margarita</i> (LAUR.) SWINGLE . . . . .	9		" "
" <i>japonica</i> SWINGLE . . . . .	9		" "
<i>Fortunella margarita</i> × ( <i>Citrus</i> <i>sinensis</i> × <i>Poncirus tri-</i> <i>foliata</i> ). . . . .	9		" "
<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) RAF. . . . .	9		" "
<i>Severinia buxifolia</i> TEN. . . . .	9		" "
<i>Triphasia trifolia</i> (BURM.) P. WILSON . . . . .	9		" "
EUPHORBIACEAE.			
<i>Mercurialis annua</i> . . . . .	6	12	MALTE 1908, 1910.
" " . . . . .	7		(STRASBURGER 1909a, b).
" " . . . . .	8	16	(STRASBURGER 1910b), YAM- POLSKY 1925.
CALLITRICHACEAE.			
<i>Callitriche verna</i> <sup>4)</sup> . . . . .		16	(WINGE 1917).
" <i>verna</i> L. <sup>5)</sup> . . . . .	10		JØRGENSEN 1923.

<sup>1)</sup> LONGLEY, 1925, investigated two horticultural varieties of *C. nobilis* var. *deliciosa* SWINGLE, Willow leaf mandarin and Fancy tangerine.

<sup>2)</sup> Three varieties of this species, Lime No. 11235 and No. 11644, were investigated.

<sup>3)</sup> Two varieties of this species, Marsh grapefruit (seedless) and Duncan grapefruit, were investigated.

<sup>4)</sup> Plants from the same locality (Bot. Gard. Copenhagen) were found by JØRGENSEN (1924) to have 15 diploid chromosomes ( $n = 5 + 5_1$ ). He considers this material to be a hybrid of *C. stagnalis* Scop. ( $n = 5$ ) and another type with 10 haploid chromosomes which might be either *C. verna* L. or *C. stagnalis* Scop.

<sup>5)</sup> Three types of *Callitriche verna* L. were found; (a) those with long, erect styles, (b) those with short, erect styles, and (c) those with short, recurvate styles.

	n	2n	
CALLITRICHACEAE (continued).			
<i>Callitriche autumnalis</i> L. . . .	3	6	JØRGENSEN 1923.
" <i>stagnalis</i> SCOP. (North Zealand) <sup>1)</sup>	5		" "
" <i>stagnalis</i> SCOP. (Jut- land) . . . .	10		" "
" <i>hamulata</i> KUTZ . . . .	19		" "
SAPINDALES.			
CORIARIACEAE.			
<i>Limnanthes Douglasii</i> . . . .	5		STENAR 1925.
ACERACEAE.			
<i>Acer platanoides</i> . . . .	ca. 11		CARDIFF 1906.
" " . . . .	11		(TAYLOR 1920).
" " (var.) . . . .		26	" "
" " . . . .	13	26	DARLING 1923.
BALSAMINACEAE.			
<i>Impatiens noli tangere</i> . . . .	20		WINGE 1925.
MALVALES.			
TILIACEAE			
<i>Entelea palmata</i> . . . .	8		STENAR, A. H: S: SON 1925.
<i>Sparmannia africana</i> . . . .	ca. 80		" " "
MALVACEAE			
<i>Lavatera thuringiaca</i> . . . .	20		STENAR, A. H: S: SON 1925.
<i>Malva moschata</i> L. . . . .	20		" " "
<i>Malvastrum capense</i> A. GRAY et HARV. . . . .	21		" " "
GOSSYPIUM.			
Sea Island Cottons			
<i>Gossypium barbadense</i> var. <i>ma- ritima</i> WATT <sup>2)</sup> . . . .	26		DENHAM 1924.
American Cottons			
(According to WATT (1907) these types fall under <i>G. hirsu- tum</i> LINN., and <i>G. mexicanum</i> TOD. for the most part).			
<i>Acala</i> ( <i>G. mexicanum</i> type) . .	26		DENHAM 1924.
Commercial I. . . . .	26		" "
Commercial II. (near <i>G. hirsu- tum</i> ) . . . . .	26		" "

<sup>1)</sup> Plants from this region that showed deviating chromosome number and micro-nuclei were considered as possible crosses between long and short style types growing in the locality.

<sup>2)</sup> Of *Gossypium barbadense* var. *maritima* WATT, the following eleven pedigreed types from St. Vincent were examined: <sup>1</sup>V. 135, <sup>2</sup>V. 74, <sup>3</sup>D. 134, <sup>4</sup>H. 23-5-21, <sup>5</sup>B. D. 9-6, <sup>6</sup>U. S. 2, <sup>7</sup>G. X. 12-2-9-19, <sup>8</sup>A. E. 17-5-6, <sup>9</sup>A. R. 3-19, <sup>10</sup>A. N. 28-19, <sup>11</sup>A. K. 41-18.

MALVACEAE (continued).	n	2n	
American Cottons (continued).			
Indian American (289 F.) . .	26		DENHAM 1924.
" " (285 F.) . .	26		" "
Egyptian Cottons.			
(According to WATT (1907) these are more closely related to <i>G. barbadense</i> than to <i>G. peruvianum</i> ).			
Mit Afifi (Commercial) . . . .		ca. 52	DENHAM 1924.
Giza I. . . . .	26		" "
Giza II. . . . .		ca. 52	" "
Pima . . . . .	ca. 26		" "
Indian and Chinese Cottons.			
<i>Gossypium sanguineum</i> 27, TOD. ( <i>G. arboreum</i> LINN. var. <i>sanguinea</i> WATT) . . . .	13		DENHAM 1924.
<i>Gossypium sanguineum</i> , 124 . . . .	13		" "
<i>Gossypium roseum</i> TOD. ( <i>G. arboreum</i> LINN. var. <i>rosea</i> , WATT. . . . .	13		" "
<i>Gossypium arboreum</i> LINN. . . . .	13		" "
<i>Gossypium neglectum</i> TOD. ( <i>G. arboreum</i> LINN. var. <i>neglecta</i> WATT) . . . . .	13		" "
<i>Gossypium arboreum</i> × <i>neglectum</i> LEAKE . . . . .	13		" "
<i>Gossypium cernuum</i> TOD. ( <i>G. arboreum</i> LINN. var. <i>assamica</i> WATT) . . . . .	13		" "
<i>Gossypium indicum</i> . . . . .	13		" "
<i>Gossypium cernuum</i> × <i>indicum</i> LEAKE . . . . .	13		" "
<i>Gossypium mollisoni</i> . . . . .	13		" "
Chinese naked seeded (possibly a form of <i>G. Nanking</i> ) . . . .	13		" "
Columbian Native (Possibly <i>G. mustelinum</i> MIERS or <i>G. peruvianum</i> CAV. . . . .		ca. 52	" "

## PARIETALES.

## GUTTIFERAE

## HYPERICUM.

Section *Roscyna*.

*Hypericum Ascyron* L. . . . . 9 NIELSEN 1924.

Section *Androsaemum*.

*Hypericum Androsaemum* L. . . . . 20 NIELSEN 1924.

" *hircinum* L. . . . . 20 " "

" *inodorum* WILLD. . . . . 20 " "

## GUTTIFERAE (continued).

## Section E u h y p e r i c u m.

	n	2n	
<i>Hypericum coris</i> L. . . . .	9		NIELSEN 1924.
" <i>polyphyllum</i> Boiss.			
et BAL. . . . .	9		" "
" <i>hirsutum</i> L. . . . .	9		" "
" <i>maculatum</i> CRTZ. . . . .	8		" "
" <i>acutum</i> MOENCH . . . . .	8		" "
" <i>montanum</i> L. . . . .	8		" "
" <i>tomentosum</i> L. . . . .	8		" "
" <i>perforatum</i> L. . . . .	16		" " , WINGE 1925
" <i>organifolium</i> WILLD. . . . .	9		" "
" <i>orientale</i> L. . . . .	8		" "
" <i>rumelicum</i> Boiss. . . . .	7		" "
" <i>humifusum</i> . . . . .	8		WINGE 1925.
" <i>quadrangulum</i> . . . . .	8		" "

## Section M y r i a n d r a.

<i>Hypericum prolificum</i> L. . . . .	9		NIELSEN 1924.
" <i>tetrapterum</i> . . . . .	8		WINGE 1925.

## VIOLACEAE.

<i>Viola tricolor</i> . . . . .	13		(CLAUSEN 1921), 1922, 1924
" <i>arvensis</i> . . . . .	17		" " " "
" <i>tricolor</i> × <i>arvensis</i> (V. 209—3) . . . . .	23		CLAUSEN 1924.
" <i>tricolor</i> × <i>arvensis</i> F <sub>2</sub> (V. 209—3 × V. 209—3) . . . . .	21—23		" "
" <i>permixta</i> JORDAN (V. <i>odorata</i> × <i>hirta</i> ) . . . . .	10		SCHNARF, K. 1922.

## CARICACEAE.

<i>Carica chrysopetala</i> . . . . .	18		HEILBORN 1922b.
" <i>pentagona</i> . . . . .	18		" "
" <i>candamarcensis</i> . . . . .	18		" "
" <i>papaya</i> . . . . .	18		" "
" " . . . . .	9		MEURMAN 1925.

## MYRTIFLORAE.

## MELASTOMATACEAE.

<i>Bertolonia marmorata</i> NAUD. . . . .	12		RUYS 1925a.
<i>Miconia racemosa</i> NAUD. . . . .	12		" "
<i>Triuranthera Winkleri</i> BACKER . . . . .	24		" "
<i>Memecylon floribundum</i> BLUME . . . . .	24		" " <sup>1)</sup>
<i>Mouriria anomala</i> PULLE. . . . .	24		" "

<sup>1)</sup> In the tapetal cells of *Memecylon edule* ROXB. RUYS (1925) found metaphases showing 12 chromosomes; in one case he found 24 chromosomes.

	n	2n	
OENOTHERACEAE.			
<i>Epilobium montanum</i> . . . .	18		HÅKANSSON 1924a, SCHWEMMLE 1924.
„ <i>adnatum</i> . . . .	18		SCHWEMMLE 1924.
„ <i>parviflorum</i> . . . .	18		„ „
„ <i>Hectori</i> . . . .	18		MICHAELIS 1925.
Section <i>I. ysimachion</i> .			
<i>Epilobium hirsutum</i> . . . .	18		HÅKANSSON 1924a, SCHWEMMLE 1924.
„ „ . . . .	18	36	MICHAELIS 1925.
„ <i>roseum</i> . . . .	18		SCHWEMMLE 1924, MICHAELIS 1925
„ <i>trigonum</i> . . . .	18		MICHAELIS 1925.
Section <i>Chrysoneion</i> .			
<i>Epilobium luteum</i> . . . .	18	36	„ „
Section <i>Chamaenerion</i> .			
<i>Epilobium angustifolium</i> . . . .	18	36	„ „
„ <i>Dodonaei</i> . . . .	18		„ „
„ <i>Fleischeri</i> . . . .	18		„ „
<i>Epilobium montanum</i> × <i>hirsutum</i> . . . .		34-36	HÅKANSSON 1924a
<i>Godetia Whitneyi</i> . . . .	7		WINGE 1925, HÅKANSSON 1925.
„ <i>amoena</i> . . . .	7		HÅKANSSON 1925
„ <i>lepida</i> . . . .	21		„ „
„ <i>Bottae</i> . . . .	9		„ „
„ <i>amoena</i> × <i>Whitneyi</i> . . . .		14	„ „
FUCHSIA			
Section <i>Enclandra</i> ZUCC.			
<i>Fuchsia microphylla</i> ? . . . .		22	WARTH 1925.
Section <i>Eufuchsia</i> BAILL.			
<i>Fuchsia arborescens</i> ? . . . .		22-24	WARTH 1925.
„ <i>cockeana</i> AIT. <sup>1)</sup> . . . .		44	„ 1923, 1925.
„ <i>globosa</i> LINDL. . . .	23-24	45-48	„ 1925.
„ <i>lycioides</i> ANDR. <sup>2)</sup> . . . .		44	„ „
„ <i>fulgens</i> <sup>3)</sup> . . . .		22	„ „
„ <i>splendens</i> . . . .		22	„ „
„ <i>serratifolia</i> . . . .		22	„ „
„ <i>Boliviana</i> . . . .	11	22	„ „
„ <i>corymbiflora</i> R. & P. . . .		22	„ 1923, 1925.
„ <i>triphylla</i> . . . .		33	„ 1925.

<sup>1)</sup> In several cases 45 chromosomes were found.

<sup>2)</sup> Seldom 45 chromosomes were found.

<sup>3)</sup> Three types of this species were investigated, namely, *Fuchsia fulgens* DC., *F. fulgens* Moc. & Sesse, and *F. fulgens* no. 2203.

## ONOTHERACEAE (Continued). n 2n

## FUCHSIA (continued).

## Section Skinnera FORST.

<i>Fuchsia procumbens</i> . . . . .	11	22	WARTH 1925.
„ <i>Colensoi</i> . . . . .		22	„ „
<i>Fuchsia</i> „Hamburger Markt“ . . . . .		88-92	„ „
„ „Dollarpriinzessin“ . . . . .		88-92	„ „

OENOTHERA (species and mutants having  $2n = 14$ )<sup>1)</sup>.

*Oenothera Lamarckiana* <sup>2)</sup> (n = 7) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES & BOEDIJN 1924a, BOEDIJN 1924a, 1925, CLELAND 1925; *Oenothera Lamarckiana tarda*, *fragilis* <sup>3)</sup>, *compacta*, *elongata*, *favilla*, *linearis*, *deceptiens*, *secunda* (BOEDIJN 1920), *erythrina* ( $2n = 15$ , VAN OVEREEM 1921) DE VRIES & BOEDIJN 1923, BOEDIJN 1924b; *Oenothera Lamarckiana problandina*, DE VRIES & BOEDIJN 1923; {*O. L. blandina* (BOEDIJN 1920) *deserens*, *rubrinervis* (GATES 1908), DE VRIES & BOEDIJN 1923, BOEDIJN 1924b, CLELAND 1925 (n = 7)}; *O. L. recurrens*, *pallida*, BOEDIJN 1924b; *O. L. rubricalyx* (GATES & THOMAS 1914) DE VRIES & BOEDIJN 1923, CLELAND 1925, *O. L. bienniformis*, VAN OVEREEM 1922; *Oenothera Lamarckiana simplex*, *simplex nanella*, *simplex linearis*, *simplex deserens* (BOEDIJN 1920) DE VRIES 1923, BOEDIJN 1924b, DE VRIES & BOEDIJN 1923; *Oenothera disjuncta* nov. sp., *Bauri* nov. sp., *germanica* nov. sp., *furca* nov. sp., *Cockerelli* BARILETT, *crucata* NUTT. (SIOMPS 1912, 1916) *grandiflora* AIT. (DAVIS 1909) *argillicola* MACKENZIE, *suaveolens* DESF. (n = 7) (DE VRIES) 1918b), *biennis* Chicago, BOEDIJN 1924a; *Oenothera Hookeri* (n = 7) SCHWEMMLE 1924, BOEDIJN 1924a, *Oenothera rosea* (n = 7) SCHWEMMLE 1924, *Oenothera franciscana* (n = 7) CLELAND 1922, 1923, 1924, 1925, BOEDIJN 1924a, *Oenothera franciscana sulfurea* (n = 7) CLELAND 1923, 1924, 1925; *Oenothera muricata* (SIOMPS 1912, RENNER 1914) (n = 7), CLELAND 1923, 1925; *Oenothera gigantea*, HÅKANSSON 1924b, *Oenothera biennis* (GATES 1909, DAVIS 1910, GOLDSCHMIDT 1913, MAC AVOY 1913, RENNER 1914) DE VRIES 1925a, CLELAND 1923, 1925, EMERSON 1924, *Oenothera simplex secunda*, *simplex elongata*, *simplex compacta*, *simplex fragilis*, *simplex favilla*, DE VRIES 1923; *Oenothera Lamarckiana scindens*, BOEDIJN 1923

*Oenothera* (species and mutants having  $2n = 15$ ).

*Oenothera Lamarckiana rubricalyx lata*, VAN OVEREEM 1922; *Oenothera suaveolens lata* (DE VRIES 1918b), VAN OVEREEM 1922; *Oenothera simplex lata* (BOEDIJN 1920) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES 1923; *Oenothera biennis albiverticis* and *Oenothera Lamarckiana de Vriesii* (VAN OVEREEM 1921) VAN OVEREEM 1922; *Oenothera hamata*, DE VRIES & BOEDIJN 1924a, BOEDIJN 1924b; *Oenothera pulla*, DE VRIES & BOEDIJN 1924a, BOEDIJN 1924b, 1925; *Oenothera biennis militaris*, *liquida*, *cana*, *pallidescens*, DE VRIES 1925a; *Oenothera Lamarckiana diluta*, *tardescens*, BOEDIJN 1924b; *Oenothera Lamarckiana sublinearis*, *aurita*, *flava*, *distantis*, *delata*, *subovata*

<sup>1)</sup> Unless otherwise noted as (n = 7) the diploid chromosome number only has been determined.

<sup>2)</sup> For references to the many workers on *Oenothera Lamarckiana* and its *gigas* and *semigigas* forms, previous to 1921, see TISCHLER's table (1921/22).

<sup>3)</sup> According to DE VRIES 1923, *Oenothera Lamarckiana fragilis* is the same mutant as *deserens*.



## OENOTHERACEAE (continued).

*Oenothera* (continued).

(LUTZ 1917) *semilata* (GATES 1913, GATES & THOMAS 1914) DE VRIES & BOEDIJN 1923, BOEDIJN 1924b; *Oenothera Lamarckiana candicans, nitens, auricula, albida* (LUTZ 1908, 1917) *spathulata* {BOEDIJN 1925} DE VRIES & BOEDIJN 1923, 1924a, BOEDIJN 1924b; *Oenothera biennis lata* (GATES & THOMAS 1914, DE VRIES 1915) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES 1925a, *Oenothera Lamarckiana lactuca* (VAN OVEREEM 1921), 1922, DE VRIES & BOEDIJN 1923, BOEDIJN 1924b; *Oenothera Lamarckiana pallescens, cana, liquida* (VAN OVEREEM 1921) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES & BOEDIJN 1923, 1924a, b, BOEDIJN 1924b, 1925; *Oenothera Lamarckiana scintillans* (HANCE 1918) *lata* (LUTZ 1912, GATES 1912, GATES & THOMAS 1914) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES & BOEDIJN 1923, 1924a, BOEDIJN 1924b; *Oenothera Lamarckiana oblonga* (2n = 14, LUTZ 1908) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES & BOEDIJN 1923, 1924a, BOEDIJN 1924b, 1925, CLELAND 1923, 1925; *Oenothera semigigas* mut. *scintillans, cana, liquida, spathulata, hamata, pulla*, DE VRIES 1925b.

*Oenothera* (species and mutants having 2n = more than 15).

*Oenothera biennis latifolia* (2n = 16) (VAN OVEREEM 1921) 1922; *Oenothera Lamarckiana semigigas* (2n = 21) VAN OVEREEM 1922, DE VRIES & BOEDIJN 1924a, b; *Oenothera simplex gigas* (2n = 21) (BOEDIJN 1920) DE VRIES 1923; *Oenothera blandina gigantea* (VAN OVEREEM 1921) and *Oenothera albida gigantea* (2n = 24) VAN OVEREEM 1922; *Oenothera blanda gigantea* (2n = 25) VAN OVEREEM 1922; *Oenothera Lamarckiana gigas* (2n = 28) VAN OVEREEM 1922; *Oenothera glauca* (n = 14) SCHWEMMLE 1924; *Oenothera simplex nanella duplex* (2n = 28) (BOEDIJN 1920) DE VRIES 1923; *Oenothera grandiflora gigas* (2n = 28) (DE VRIES 1918a) VAN OVEREEM 1922; *Oenothera gigantea* (2n = 28) HÅKANSSON 1924b; *Oenothera Lamarckiana gigas lata* (2n = 29) VAN OVEREEM 1922.

HYBRIDS of *Oenothera*.

*Oenothera Lamarckiana blandina* × *gigas* (2n = 21) VAN OVEREEM 1922.  
 „ „ *gigas* × *blandina* (2n = 19—21) VAN OVEREEM 1922.  
 „ *biennis semigigas* × *biennis* (2n = 15) VAN OVEREEM 1922.  
 „ *rubricalyx* × *Hewettii* (2n = 15) GATES 1923a.  
 „ „ × *gigas* (2n = 15) GATES 1923b.  
 „ *Lamarckiana semigigas* × *decipiens* (2n = all nos. 14—21) BOEDIJN 1925.

## UMBELLIFLORAE.

## ARALIACEAE.

	n	2n	
<i>Hedera helix conglomerata</i> . . .	43-47		OEHM 1923.
„ „ <i>typica</i> . . .	44-49		„ „
„ „ <i>hibernica</i> . . .	89-98		„ „

## UMBELLIFERAE.

<i>Myrrhis odorata</i> . . . . .	11	MARCHAL 1920.
<i>Anthriscus Cerefolium</i> . . . .	9	„ „

## PRIMULALES.

n

2n

## PRIMULACEAE.

<i>Primula obconica</i> . . . . .	11-12	MARCHAL 1920.
„ <i>sinensis</i> . . . . .	12	(GREGORY 1909).
„ „ . . . . .		VOKOLEK 1925.
„ „Chinesische Primel” ( <i>sinensis</i> × <i>obconica</i> ?)	18 <sup>1)</sup>	„ „
„ <i>malacoides</i> . . . . .	12	MARCHAL 1920.
„ <i>farinosa</i> . . . . .	9	„ „
„ <i>elatior</i> . . . . .	9	„ „
„ <i>officinalis</i> . . . . .	9	„ „
„ <i>Auricula</i> . . . . .	27	MARCHAL 1920, VOKOLEK 1925.
„ <i>hirsuta</i> . . . . .	27	VOKOLEK 1925.
„ <i>pubescens</i> (- <i>Auricu-</i> <i>la</i> × <i>hirsuta</i> ) . . . . .	27	„ „
„ <i>hortensis</i> <sup>2)</sup> . . . . .	27	
„ <i>Bullevana</i> . . . . .	12	MARCHAL 1920.

## CONTORTAE.

## OLEACEAE.

<i>Syringa chinensis</i> . . . . .	20 <sup>3)</sup>	BORGENSTAM 1922
„ <i>villosa</i> . . . . .	24	„ „

## GENTIANACEAE.

<i>Leipharinos azurea</i> . . . . .	18	WINGE 1925.
-------------------------------------	----	-------------

## ASCLEPIADACEAE

<i>Asclepias cornuti</i> . . . . .	ca. 10	(STRASBURGER 1901).
„ „ . . . . .	12	(W. C. STEVENS 1898, GAGER 1902), FINN 1925.

## TUBIFLORAE.

## POLEMONIACEAE.

<i>Polemonium coeruleum</i> . . . . .	9	WINGE 1923.
---------------------------------------	---	-------------

## HYDROPHYLLACEAE.

<i>Hydrophyllum canadense</i> . . . . .	12	SVENSSON 1925.
<i>Hydrolea spinosa</i> . . . . .	20	„ „

## BORRAGINACEAE.

<i>Heliotropium europaeum</i> . . . . .	12	„ „
<i>Lycopsis arvensis</i> . . . . .	ca. 27	„ „

## LABIATAE.

<i>Lamium album</i> . . . . .	8	MARCHAL 1920.
„ <i>Galeobdolon</i> ( <i>Galeob-</i> <i>dolon luteum</i> ) . . . . .	16	„ „
„ <i>dissectum</i> . . . . .	18	JØRGENSEN 1923.
„ <i>amplexicaule</i> . . . . .	9	„ „
„ <i>dissectum</i> × <i>amplexi-</i> <i>caule</i> . . . . .	9+9 <sub>1</sub>	„ „

<sup>1)</sup> Often a single chromosome was seen outside the equatorial plate.

<sup>2)</sup> On account of its enlarged chromosomes as compared to those of the related forms, VOKOLEK suggests that *P. hortensis* is double-diploid (pseudodiploid).

<sup>3)</sup> A large number showed 21 and 22 chromosomes, due to cutting she believes. 38—40 were obtained at higher temperatures.

	n	2n	
NOLANACEAE.			
<i>Nolana atriplicifolia</i> . . . . .	12		CAMPIN 1925.
" <i>prostrata</i> . . . . .	12		" "
SOLANACEAE.			
<i>Atropa Belladonna</i> . . . . .	36		MARCHAL 1920.
<i>Solanum Melongena</i> L. <sup>1)</sup> . . . . .	12	24	KOJIMA 1925 <sup>2)</sup>
<i>Solanum lycopersicum</i> . . . . .	12		(H. WINKLER 1910, 1916, EAST 1915), LESLEY and MANN 1925.
" <i>lycopersicum</i> var. <i>gigas</i> . . . . .	24		(H. WINKLER 1916).
" <i>lycopersicum</i> (triploid form) . . . . .		36	LESLEY and MANN 1925.
" <i>lycopersicum</i> (chimera) . . . . .		12&24	M. M. LESLEY 1925.
" <i>tubingense</i> (Reversion to <i>S. nigrum</i> ) . . . . .		36	WINGE 1925
" <i>tuberosum</i> . . . . .		33-34	(MARTINS MANO, 1905).
" " . . . . .		ca. 36	(NĚMEC 1899).
" " . . . . .	14-16		YOUNG 1923
" " . . . . .		36 <sup>3)</sup>	LUTMAN 1925.
<i>Datura Stramonium</i> . . . . .	12	24	(V. BOENICKE 1911, O'NEAL 1920, BLAKESLEE, BELLING and FARNHAM 1920), BLAKESLEE 1921, BELLING and BLAKESLEE 1922, 1923, 1924a, BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM and BERGNER 1922, BLAKESLEE and BELLING 1924a, DAVENPORT 1922-1923.
" " . . . . .	12 (tetrads)	48	(BLAKESLEE, BELLING and FARNHAM 1920), BLAKESLEE 1921, BELLING and BLAKESLEE 1922, 1923, 1924a, BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM and BERGNER 1922, BLAKESLEE and BELLING 1924a, DAVENPORT 1922-1923.
" " . . . . .	12 (triads)	36	(BLAKESLEE, BELLING and FARNHAM 1920), BELLING and BLAKESLEE 1922, 1923, 1924a, BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM and BERGNER 1922, BLAKESLEE and BELLING 1924a, DAVENPORT 1922-1923.

<sup>1)</sup> KOJIMA (1925) investigated the diploid chromosome numbers of 21 varieties and the haploid number of 6 of these.

<sup>2)</sup> I am indebted to Mr. KIRATA of the Royal Ontario Museum for a translation of the Japanese article by KOJIMA.

<sup>3)</sup> Four varieties, Green Mountain, Lookout Mountain, Early Rose and Irish Cobbler were examined, and though counts from 36 to 45 chromosomes were made, 36 was considered to be the average.

## SOLANACEAE (continued).                      n                      2n

## Datura (continued).

<i>Datura Stramonium</i>	. . . 12/2	12	(BLAKESLEE, BELLING and FARNHAM 1920), BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM and BERGNER 1922, BELLING and BLAKESLEE 1923, BLAKESLEE and BELLING 1924a.
" "	( <i>inermis</i> ) . 12/2	12	DAVENPORT 1922—1923.

*Datura Stramonium*.(Primary Mutants having  $2n = 25$ ).

Globe <sup>1</sup>), Poinsettia, Cocklebur, Ilex, Rolled, Reduced, Buckling, Glossy, Microcarpic, Spinach (?), Echinus, Elongate, BLAKESLEE, BELLING and FARNHAM 1920, BLAKESLEE and BELLING 1924a, BELLING and BLAKESLEE 1924b, BLAKESLEE 1924, DAVENPORT 1922—1923.

*Datura Stramonium*(Secondary Mutants having  $2n = 25$ ).

Mutilated <sup>2</sup>), Sugar Loaf <sup>2</sup>), Wiry, Wedge, Nubbin, Polycarpic, Strawberry, Maple, Undulate, BELLING and BLAKESLEE 1924b, BLAKESLEE 1924, DAVENPORT 1922—1923.

n                      2n

<i>Datura Stramonium</i> × <i>Datura ferox</i>	.	24	DAVENPORT 1922—1923.
--	---	----	----------------------

*Datura Stramonium*

(Chimeras)	(1)	23 & 24	BLAKESLEE & BELLING 1924b, DAVENPORT 1922—1923.
	(2)	25 & 24	BLAKESLEE & BELLING 1924b, DAVENPORT 1922—1923.
	(3)	48 & 24	BLAKESLEE & BELLING 1924b, DAVENPORT 1922—1923

<i>Nicotiana Langsdorffii</i>	.	9	GOODSPEED 1923.
" <i>alata</i>	. . . . .	8-10	" "
" <i>longiflora</i>	.	10	" "
" <i>silvestris</i>	.	12	" "
" <i>glauca</i>	.	12	" "
" <i>glutinosa</i>	.	12	" " , CLAUSEN & GOODSPEED 1925.
" <i>paniculata</i>	.	12	GOODSPEED 1923.
" <i>acuminata</i>	.	12	" "
" <i>suaveolens</i>	.	18	" "
" <i>Tabacum</i>	.	24	WHITE 1913, GOODSPEED 1923, CLAUSEN & GOODSPEED 1925.
" <i>rustica</i>	. . . . .	24	GOODSPEED 1923.
" <i>Bigelovii</i>	.	24	" "
" <i>nudicaulis</i>	. . . . .	24	" "
" <i>Tabacum</i> var. <i>purea</i>			
<i>purea</i> × <i>silvestris</i>	. . . . .	24 <sup>3</sup> )	CLAUSEN & MANN 1924.

<sup>1</sup>) BLAKESLEE and BELLING (1924a) report the discovery of "unbalanced types" with the following diploid chromosome sets:  $2n + 1$  ( $= 25$ ),  $2n + 2$  ( $= 26$ ),  $2n - 1$  ( $= 23$ ),  $2n + 1 + 1$  ( $= 26$ ),  $2n + 1 + 1 + 1$  ( $= 27$ ),  $3n + 1$  ( $= 37$ ),  $3n - 1$  ( $= 35$ ),  $4n + 1$  ( $= 49$ ),  $4n + 2$  ( $= 50$ ),  $4n - 1$  ( $= 47$ ),  $4n + 1 + 1$  ( $= 50$ ),  $4n + 1 - 1$  ( $= 48$ ),  $4n - 1 - 1$  ( $= 46$ ) and  $4n + 1 + 1 - 1 - 1$  ( $= 48$ ).

<sup>2</sup>) Mutilated and Sugar Loaf were originally considered as primary mutants.

<sup>3</sup>) Only these two haploid *Tabacum* hybrid plants were found.

SOLANACEAE (continued).	n	2n	
<i>Nicotiana</i> (continued).			
( <i>Nicotiana Tabacum</i> var.			
<i>macrophylla</i> × <i>sylvestris</i> ) ×			
<i>macrophylla</i> . . . . .		24 <sup>1)</sup>	CLAUSEN & MANN 1924.
<i>Nicotiana glutinosa</i> × <i>Tabacum</i>			
var. <i>purpurea</i> F <sub>1</sub> . . . . .		36	CLAUSEN & GOODSPEED 1925.
<i>Nicotiana glutinosa</i> × <i>Tabacum</i>			
var. <i>purpurea</i> F <sub>2</sub> . . . . .	36	72	" " "
<i>Schizanthus pinnatus</i> . . . . .	10		MARCHAL 1920
SCROPHULARIACEAE.			
<i>Antirrhinum majus</i> mut. <i>graminifolia</i> . . . . .	8		WINGE 1925
<i>Penstemon diffusus</i> . . . . .	8		" "
" <i>Gordonii</i> (= <i>glaber</i> )	8		" "
" <i>Hartwegii</i> <i>hybridus</i>			
<i>grandiflorus</i> . . . . .	8		" "
" <i>isophyllus</i>	8		" "
" <i>pubescens</i> ( - <i>hirsutus</i> ) . . . . .	8		" "
" <i>campanulatus</i> (			
<i>pulchellus atropurpureus</i> ) . . . . .	8		" "
<i>Penstemon ovatus</i> . . . . .	8		" "
" <i>laciniatus</i> var. <i>Digitalis</i> (— <i>Digitalis</i> ) . . . . .	48		" "
PLANTAGINALES.			
PLANTAGINACEAE			
<i>Plantago major</i> . . . . .	6		(EKSTRAND 1918).
" " var. <i>asiatica</i> . . . . .	ca. 12		(MIYAJI 1916, pub. by ISHIKAWA 1916).
" " " " . . . . .	12	24	SINOTO 1925a.
" <i>japonica</i> . . . . .		12	" "
RUBIALES.			
VALERIANACEAE			
<i>Valeriana dioica</i> L. . . . .	8 <sup>2)</sup>		MEURMAN 1925.
" <i>officinalis</i> L. . . . .	32 <sup>3)</sup>		(ASPLUND 1920).
" " L. . . . .	14		MEURMAN 1925.
CUCURBITALES.			
CUCURBITACEAE.			
<i>Bryonia alba</i> × <i>dioica</i> . . . . .	12		(TISCHLER 1906).
" <i>dioica</i> JACQ. . . . .	12		(STRASBURGER 1909a), MEURMAN 1925.
" <i>alba</i> L. . . . .	10		(v. BOENIGKE 1911), MEURMAN 1925.

<sup>1)</sup> Only these two haploid *Tabacum* hybrid plants were found.

<sup>2)</sup> A pair of heterochromosomes not differing greatly from the autosomes was found; haploid  $\delta = 7 + X$  or  $7 + Y$ .

<sup>3)</sup> After examining some of ASPLUND's material MEURMAN (1925) decided that 28 was the correct number of chromosomes in the material *Valeriana officinalis* L. that ASPLUND (1920) had studied. MEURMAN concluded that there are two strains of *Valeriana officinalis* L. and that it is probable that the form fixed by ASPLUND was identical with a coastal form held by PLEIJEL (1925) to be an independent form that he has named *V. salina* PLEIJEL.

## CAMPANULATAE.

n      2n

## CAMPANULACEAE.

## Section Medium.

<i>Campanula medium</i> . . . .	17	MARCHAL 1920.
„ <i>betonicaefolia</i> . . . .	17	„ „
„ <i>alliaricaefolia</i> . . . .	17	„ „
„ <i>sarmatica</i> . . . .	17	„ „
„ <i>nobilis</i> . . . .	17	„ „
„ <i>barbata</i> . . . .	17	„ „
„ <i>latifolia</i> . . . .	17	„ „
„ <i>Trachelium</i> . . . .	17	„ „
„ <i>rapunculoides</i> . . . .	51	„ „
„ <i>pyramidalis</i> . . . .	17	„ „
„ <i>caespitosa</i> . . . .	17	„ „
„ <i>fragilis</i> . . . .	17	„ „
„ <i>Portenschlagiana</i> . . . .	17	„ „
„ <i>garganica</i> . . . .	17	„ „
„ <i>rotundifolia</i> . . . .	20	(ARMAND 1912).
„ „ . . . .	34	MARCHAL 1920.
„ <i>Hostu</i> . . . .	34	„ „
„ <i>pusilla</i> . . . .	17	„ „
„ <i>glomerata</i> . . . .	17	„ „
„ <i>macrostyla</i> . . . .	10	„ „

## Section Rapunculus.

<i>Campanula persicifolia</i> . . . .	8	„ „
„ <i>grandis</i> . . . .	8	16 (J. B. OVERTON), MARCHAL 1920.
„ <i>phycitocalyx</i> . . . .	8	MARCHAL 1920.
„ <i>carpathica</i> . . . .	17	„ „
„ <i>primulaefolia</i> . . . .	13	„ „
„ <i>Rapunculus</i> . . . .	10	(ARMAND 1912), MARCHAL 1920.
„ <i>Loreyi</i> . . . .	10	MARCHAL 1920.
<i>Adenophora denticulata</i> . . . .	17	MARCHAL 1920.
„ <i>polymorpha</i> . . . .	17	„ „
<i>Specularia Speculum</i> . . . .	8	(ARMAND 1912).
„ „ . . . .	10	MARCHAL 1920.
<i>Phyteuma chamaeoides</i> . . . .	13	MARCHAL 1920.
<i>Codonopsis ovata</i> . . . .	8	„ „
<i>Hedraeanthus divaricatus</i> . . . .	16	„ „
<i>Platycodon grandiflorum</i> (Campanula grandiflora) . . . .	8	„ „

## COMPOSITAE.

<i>Ageratum mexicanum</i> . . . .	10	LANGLET 1925.
<i>Adenostyles albifrons</i> . . . .	ca. 19	„ „
<i>Liatris elegans</i> . . . .	9	„ „
<i>Erigeron strigosus</i> . . . .	8	16 LAND 1900.
„ <i>philadelphicus</i> . . . .	8	16 „ „

COMPOSITAE (continued).	n	2n	
<i>Culcitrum reflexum</i> H.B.K. . . . .	ca. 20		AFZELIUS 1924.
<i>Arnica montana</i> L. . . . .	ca. 18		" "
<i>Gynura aurantiaca</i> DC. . . . .	10		" "
<i>Crassocephalum rubens</i> (Juss.) MOORE . . . . .	10		" "
<i>Crassocephalum crepidoides</i> (Benth.) MOORE . . . . .	20		" "
<i>Cineraria lobata</i> L'HÉR. . . . .	20		" "
<i>Cacalia suaveolens</i> L. . . . .	20		" "
" <i>reniformis</i> MUHL . . . . .	25		" "
SENECIO.			
Section A n n u i.			
<i>Senecio discifolius</i> OLIV. . . . .	5		" "
" <i>elegans</i> L. . . . .	10		" "
" <i>glutinosus</i> THUMB. . . . .	10		" "
Subsection O b e j a c o i d e a e.			
<i>Senecio squalidus</i> L. . . . .	10		" "
" <i>gallicus</i> CHAIX . . . . .	10		" "
" <i>aetnensis</i> JAN . . . . .	10		" "
" <i>nebrodensis</i> L. . . . .	10		" "
" <i>vernalis</i> W. et K. . . . .	10		" "
Subsection O b e j a c e a e			
<i>Senecio aegyptius</i> L. . . . .	20		" "
" <i>aegyptius</i> L. var. <i>arab-</i> <i>icus</i> (L.) . . . . .	20		" "
" <i>silvaticus</i> L. . . . .	20		" "
" <i>viscosus</i> L. . . . .	20		" "
" <i>vulgaris</i> L. . . . .	19		(ISHIKAWA 1916).
" " L. . . . .	5		(SMALL 1919).
" " L. . . . .	20		AFZELIUS 1924.
" <i>Schimperi</i> Sch. Bip. . . . .	20		" "
Section J a c o b a e a.			
<i>Senecio adonidifolius</i> LOIS . . . . .	20		" "
" <i>abrotanifolius</i> L. . . . .	20		" "
" <i>pratensis</i> BERT. . . . .	20		" "
" <i>foliosus</i> SALZM. . . . .	20		" "
" <i>Jacobaea</i> L. . . . .	20		" "
" <i>erucifolius</i> L. . . . .	20		" "
" <i>Cineraria</i> DC. . . . .	20		" "
Section C r o c i s e r i s.			
<i>Senecio Fuchsii</i> GMEL. . . . .	20		" "
" <i>fluviatilis</i> WALLR . . . . .	20		" "
" <i>paludosus</i> L. . . . .	20		" "
" <i>Doria</i> L. . . . .	20		" "
" <i>umbrosus</i> W. et K. . . . .	20		" "

COMPOSITAE (continued).	n	2n
SENECIO (continued).		
Section <i>Ecalyculati</i> .		
<i>Senecio cordifolius</i> (Jacq.) DC.	20	AFZELIUS 1924.
" <i>subalpinus</i> KOCH . . .	20	" "
Section <i>Tephroseris</i> .		
<i>Senecio palustris</i> (L.) DC . .	24	" "
" <i>alpestris</i> DC. . . . .	23-25	" "
Section <i>Pericallis</i> .		
<i>Senecio Heritieri</i> DC. . . .	30	" "
Other species.		
<i>Senecio scandens</i> BUCH-HAM var.		
<i>incisa</i> FRANCH. . . . .	10	" "
<i>Senecio humillimus</i> SCH. Bip. .	20	" "
" <i>patens</i> DC. . . . .	20	" "
" spec. <i>Bolivia</i> (ASPLUND Ni. 241) . . . . .	20	" "
" spec. <i>Bolivia</i> (ASPLUND Ni. 264) . . . . .	20	" "
" <i>chvicolus</i> WEDD . . . . .	±20	" "
" <i>Petasites</i> DC. . . . .	30	" "
" aff. <i>mikanoides</i> HOFFM. ( <i>angulatus</i> " HAAGE und SCHMIDT) . . . . .	30	" "
" <i>Roberti-Friesii</i> . . . . .	+90	" "
" <i>nebrodensis</i> L. $\times$ <i>viscosus</i> L. . . . .	10+101	" "
<i>Emilia sagittata</i> <sup>1)</sup> (VAHL) DC. .	5	" "
" <i>sonchifolia</i> (L.) DC. . . .	5	" "
<i>Othonna carnosa</i> LESS. . . . .	10	" "
<i>Ligularia tangutica</i> (MAXIM.) .	30	" "
" <i>leutschiana</i> (HEMSL.) . . .	30	" "
" <i>Wilsoniana</i> (HEMSL.) . . .	30	" "
" <i>macrophylla</i> DC. . . . .	29	" "
" <i>sibirica</i> CASS. . . . .	29-30	" "
" <i>sibirica</i> CASS. var. <i>speciosa</i> DC. . . . .	30	" "
" <i>clivorum</i> MAXIM. . . . .	30	" "
" <i>japonica</i> LESS. . . . .	30	(MIJAJI 1916, pub. by ISHIKAWA 1916).
" " " " . . . . .	30	AFZELIUS 1924.
<i>Catananche coerulea</i> . . . . .	8	MARCHAL 1920.
<i>Lapsana communis</i> . . . . .	6	" "
<i>Picris Sprengeriana</i> . . . . .	4	" "
<i>Helminthia echioides</i> . . . . .	4	" "

<sup>1</sup>) ISHIKAWA (1916) reported 5 haploid chromosomes for *Senecio sagittatus*, — undoubtedly y this same species.



COMPOSITAE (continued).	n	2n	
<i>Crepis alpina</i> L. . . . .		10	(ROSENBERG 1920), NAWASCHIN 1920
„ „ L. . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .	5	10	MANN 1922, 1925.
„ <i>amplexifolia</i> WILLK. . . .	4	8	MANN 1925.
„ <i>aspera</i> L. . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .	4	8	MANN 1922, 1925.
„ <i>aurca</i> (L.) REICHB. . . .	5	10	MANN 1925.
„ <i>biennis</i> L. . . . .	20		ROSENBERG 1918
„ „ L. . . . .	21		(ROSENBERG 1920).
„ „ L. . . . .	16		MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .	20	40	MANN 1922, 1925, COLLINS & MANN 1923.
„ <i>blattarioides</i> VILL. . . .		8	(ROSENBERG 1920), MANN 1925.
„ „ „ . . . .	4		MARCHAL 1920, MANN 1925.
„ <i>breviflorae</i> DELILE . . . .	4	8	MANN 1925.
„ <i>bulbosa</i> (L.) TAUSCH. . . .	9	18	„ „
„ <i>bursifolia</i> L. . . . .	4	8	„ „
„ <i>capillaris</i> (L.) WALLR. . .	3	6	(ROSENBERG 1909a, 1918, BEER 1912, DIGBY 1914), MANN 1922, 1925, TAYLOR 1925c, COLLINS & MANN 1923.
„ <i>virens</i> L. <sup>1)</sup> . . . . .	3	6	(ROSENBERG 1918), MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .		6	NAWASCHIN 1925.
„ <i>dioscoridis</i> L. . . . .	4	8	MANN 1922, 1925.
„ „ L. . . . .		8	NAWASCHIN 1925.
„ „ L. . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ <i>foetida</i> L. . . . .	4	8	(ROSENBERG 1918).
„ „ L. . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .	5	10	MANN 1922, 1925.
„ <i>grandiflora</i> TAUSCH . . . .	4	8	MANN 1925.
„ „ . . . . .		8	NAWASCHIN 1925
„ <i>incarnata</i> TAUSCH . . . .	4	8	MANN 1925.
„ <i>japonica</i> (L.) BENTH. . . .	3	16	(TAHARA 1910), MANN 1922, 1925.
„ <i>myriocephala</i> COSS. et D. R. . . . .	4	8	(ROSENBERG 1918), MANN 1922, 1925.
„ <i>palestina</i> BOISS. BORN-MULLER . . . . .	4	8	MANN 1925.
„ <i>parviflora</i> DESF. . . . .	4	8	(ROSENBERG 1918), MANN 1922, 1925.
„ „ „ . . . .		8	NAWASCHIN 1925.

<sup>1)</sup> The species *Crepis virens* is listed by ROSENBERG (1918) and MARCHAL (1920), while TISCHLER (1921/22) makes it synonymous with *Crepis capillaris*.

COMPOSITAE (continued).	n	2n	
CREPIS (continued).			
<i>Crepis neglecta</i> L. . . . .	4	8	(ROSENBERG 1918), MANN 1922, 1925.
„ <i>pulchra</i> L. . . . .	4	8	(ROSENBERG 1918) 1920, MANN 1922, 1925.
„ <i>rubra</i> L. . . . .	5	10	(ROSENBERG 1918), MANN 1922, 1925.
„ „ L. . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .		10	NAWASCHIN 1925.
„ <i>setosa</i> HALL. . . . .	4	8	MANN 1922, 1925, COLLINS & MANN 1923, TAYLOR 1925c.
„ <i>sibirica</i> L. . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ „ L. . . . .	5	10	MANN 1922, 1925
„ <i>Sieberi</i> BOISS. . . . .	6	12	MANN 1922, 1925.
„ <i>taraxacifolia</i> THUILL. . . . .	6	12	BEER 1912.
„ „ „ . . . . .	4	8	(DIGBY 1914), MANN 1922, 1925.
„ <i>tectorum</i> L. . . . .	4	8	(JUEL 1905), MANN 1922, 1925.
„ „ L. . . . .		8	NAWASCHIN 1925.
„ <i>vesicaria</i> L. . . . .	4	8	MANN 1925.
„ <i>lanceolata</i> var. <i>platyphyllos</i> . . . . .	5	10	TAHARA & ISHIKAWA 1911.
„ <i>bellidifolia</i> . . . . .	4		MARCHAL 1920.
„ <i>aculeata</i> . . . . .	4		„ „
„ <i>lacera</i> . . . . .	4		„ „
„ <i>Marschali</i> . . . . .		8	NAWASCHIN 1925.
„ <i>pulcherrima</i> . . . . .		8	„ „
„ <i>rhoeadifolia</i> . . . . .		10	„ „
„ <i>setosa</i> HALL × <i>capillaris</i> (L.) WALLR. F <sub>1</sub> . . . . .	7½	7	COLLINS & MANN 1923.
„ <i>setosa</i> HALL × <i>biennis</i> L. F <sub>1</sub> . . . . .	10+4½	24	„ „ „
„ <i>setosa</i> HALL × <i>biennis</i> L. F <sub>2</sub> . . . . .		24-25	„ „ „
„ <i>setosa</i> HALL × <i>biennis</i> L. F <sub>1</sub> × <i>biennis</i> L. . . . .		32	„ „ „
<i>Urospermum picrioides</i> . . . . .	4		MARCHAL 1920.
<i>Leontodon autumnalis</i> . . . . .	6		„ „
<i>Taraxacum laevigatum</i> . . . . .	26½		SEARS 1922.
<i>Lactuca perennis</i> . . . . .	8		MARCHAL 1920.
„ <i>virosa</i> . . . . .	8		„ „
„ <i>laciniata</i> . . . . .	9		(MIYAJI 1913, pub. by ISHIKAWA 1916), ISHIKAWA 1921.
„ <i>villosa</i> . . . . .	9		(MIYAJI 1913, pub. by ISHIKAWA 1916), ISHIKAWA 1921.
„ <i>scariola</i> . . . . .	9		(GATTS & REES 1921).
„ „ var. <i>sativa</i> . . . . .	9		ISHIKAWA 1921.
„ <i>Raddeana</i> . . . . .	9		„ „
„ <i>triangulata</i> . . . . .	9		„ „

COMPOSITAE (continued)	n	2n
LACTUCA (continued).		
<i>Lactuca Keiskeana</i> . . . . .	5	MIYAJI 1913, pub. by ISHIKAWA 1916), ISHIKAWA 1921.
„ <i>lanceolata</i> . . . . .	5	(ISHIKAWA 1916), ISHIKAWA 1921.
„ <i>lanceolata</i> var. <i>platyphylla</i> . . . . .	5	(TAHARA and ISHIKAWA 1911), ISHIKAWA 1921.
„ <i>denticulata</i> . . . . .	5	(ISHIKAWA 1916), 1921.
„ <i>denticulata</i> var. <i>pinnatifida</i> . . . . .	5	ISHIKAWA 1921.
„ <i>chlidoniifolia</i> . . . . .	5	„ „
„ <i>debilis</i> . . . . .	24	(ISHIKAWA 1916), 1921.
„ <i>stolonifera</i> . . . . .	8	(ISHIKAWA 1911, 1916), ISHIKAWA 1921.
„ <i>tanagawensis</i> . . . . .	7-8	(ISHIKAWA 1916).
„ „ . . . . .	8	ISHIKAWA 1921.
„ <i>repens</i> . . . . .	8	„ „
„ <i>Matsumurae</i> . . . . .	8	„ „
„ <i>chinensis</i> . . . . .	16	„ „
„ <i>dentata</i> var. <i>genuina</i> . . . . .	12	„ „
„ „ „ <i>albiflora</i> . . . . .	12	„ „
„ „ „ <i>alpicola</i> . . . . .	8	„ „
<i>Mulgedium alpinum</i> . . . . .	8	MARCHAL 1920.
<i>Sonchus oleraceus</i> . . . . .	8	(ISHIKAWA 1916), MARCHAL 1920.
<i>Scorzonera hispanica</i> . . . . .	4	MARCHAL 1920.

## MONOCOTYLEDONEAE.

HELOBIAE.	n	2n
SCHEUCHZERIAEAE.		4
<i>Triglochin maritimum</i> . . . . .	24	WINGE 1925.
ALISMATAEAE.		
<i>Sagittaria montevidensis</i> CHAM & SCHLECHT. . . . .		ca. 20 TAYLOR 1925c.
HYDROCHARITAEAE.		
<i>Vallisneria spiralis</i> . . . . .	8-9 <sup>1)</sup>	17-18 WINGE 1923.
<i>Elodea gigantea</i> . . . . .	24 <sup>2)</sup>	SANTOS 1923.
„ <i>canadensis</i> . . . . .	24 <sup>3)</sup>	48 <sup>3)</sup> SANTOS 1924.
BUTOMAEAE.		
<i>Butomus umbellatus</i> . . . . .	8	16 (LIEHR 1916).
„ „ . . . . .	11-12	22 (HOLMGREN 1913), TERBY 1922.

<sup>1)</sup> For *Vallisneria spiralis*, WINGE 1923 found heterochromosomes as follows: in the diploid ♀ 16 + X + X, ♂ 16 + X; in the haploid, ♀ 8 + X, ♂ 8 + X or 8.

<sup>2)</sup> For *Elodea canadensis* and *E. gigantea*, heterochromosomes were found; diploid ♀ = 46 + 2X, ♂ = 46 + X + Y, haploid ♀ = 23 + X, ♂ = 23 + X or 23 + Y.

<sup>3)</sup> 46 and 47 chromosomes were sometimes found.

## TRIURIDALES.

n 2n

## TRIURIDACEAE.

*Sciaphila japonica* . . . . . 24 (OHGA 1916, publ. by ISHIKAWA 1916), OHGA & SINOTO 1924.

## GLUMIFLORAE.

## GRAMINEAE.

<i>Euchlaena mexicana</i> SCHRAD. .	10	20	(KUWADA 1915, 1919), LONGLEY 1924c, KIESSELBACH & PETERSEN 1925.
.. <i>mexicana</i> SCHRAD. × <i>Zea Mays</i> . . .	10		(KUWADA 1915, 1919), LONGLEY 1924c.
.. <i>perennis</i> HITCH. .	20		LONGLEY 1924c.
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (brachytic crinkly tassel seed . . . . .		30 <sup>1)</sup>	.. ..
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (pod) .		30	.. ..
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (crinkly lineate) .		30	.. ..
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (dwarf)		30	.. ..
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (brachytic dwarf)		30	.. ..
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (brachytic liguleless ramose) . . . . .		30	.. ..
.. <i>perennis</i> HITCH. × <i>Zea Mays</i> (Chinese waxy)		30	.. ..
<i>Zea Mays</i> L. . . . .	10		LONGLEY 1924c <sup>2)</sup> , KUWADA 1925 <sup>3)</sup> .
.. .. L. . . . .	11-12	20-22	KUWADA 1925 <sup>4)</sup> .

<sup>1)</sup> According to LONGLEY, in all the hybrids *Zea Mays* × *Euchlaena perennis* or *Euchlaena perennis* × *Zea Mays* there are trivalent, bivalent and univalent chromosomes in the stage of diakinesis of pollen mother cell development.

<sup>2)</sup> LONGLEY (1924c) states he has studied four varieties of Maize, including Chinese Waxy and Tepic.

<sup>3)</sup> KUWADA (1911, 1915, 1919) had determined the chromosome number of several varieties of *Zea Mays* (included in TISCHLER 1922) and he considered 12 to be the original chromosome number in Maize. KUWADA (1925, p. 233) considers 10 to be the original chromosome number in maize. Also he no longer thinks that there is a certain tendency for sugar corn to have a higher number since starch corns also may have a higher number.

<sup>4)</sup> In preparations of sugar corns from five sources, KUWADA (1925, p. 232) found 10 haploid chromosomes, while in material from a single source, that is the Agricultural College of the Tokyo Imp. Univ., he found these irregular numbers.

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<i>Zea Mays</i> L. (commercial varieties).			
Calico (North Platte) . Dent	10		KIESSELBACH & PETERSEN 1925.
Pride of the North . . .	10		" " "
Nevada White . . .	10		" " "
Substation White . . .	10		" " "
Reid Yellow Dent . . .	10		" " "
Hogue Yellow Dent . . .	10		" " "
Ramosa . . . . .	10		" " "
Esperanza . . . . .	10		" " "
Pride of Saline . . .	10		" " "
Doubtful Prolific . . .	10		" " "
Mexican June . . . .	10		" " "
<i>Zea Mays</i> L. (inbred strains).			
Hogue No. 8 . . . . . Dent	10		" " "
" No. 724 . . . . .	10		" " "
" No. 726 . . . . .	10		" " "
" No. 731 . . . . .	10		" " "
" No 742 . . . . .	10		" " "
" No 745 . . . . .	10		" " "
Nebr. White Prize No. 659 .	10		" " "
" " " No 676 . . .	10		" " "
<i>Zea Mays</i> L. (Gehu) . . . Flint			
" " L. (White Australian) . . . . . Flint	10		" " "
" " L. (King Phillip) . . . . . Flint	10		" " "
" " L. (White Pearl) Pop . . . . .	10		" " "
" " L. (Red Flour) Soft . . . . .	10		" " "
" " L. (Country Gentleman) . . . . . Sweet	10		" " "
" " L. (Chinese maize) . . . . . Waxy	10		" " "
" " L. (Yellow Flint) . . . . .	10	20	Fisk 1925 <sup>1</sup> ).
" " L. (Red Flint) . . . . .	10	20	" "
" " L. (Golden Glow Yellow Dent) . . . . .	10	20	" "
" " L. (Floury varieties) . . . . .	10	20	" "
" " L. (Golden) . . . . .	10	20	" "
" " L. („Anther-eared” semi-dwarf) . . . . .	10	20	" "
" " L. (Pod corn) . . . . .	10	20	" "

<sup>1</sup>) Fisk studied 25 pedigreed strains of corn. In all but Black Mexican  $n = 10$  and  $2n = 20$ , though in a few cases in the cells of root tips 19 or 21 chromosomes were found.

GRAMINEAE. (Continued)	2	2n	
<i>Zea Mays</i> L. (Golden Bantam)	10	20	FISK 1925.
" " L. (Evergreen) .	10	20	" "
" " L. (Crosby) . . . .	10	20	" "
" " L. (Black Mexican) .	12	20-24	(KUWADA 1915, 1919), 1925.
" " L. ( " " ) .	8-11	20-23	FISK 1925.
<i>Zea Mays</i> (Yellow Dent × Crosby Sweet)	10	20	" "
" " (Dent × Black Mexican) . . . . .	10	20	" "
" " (Dent × Crosby Sweet) . .	10	20	" "
<i>Zea ramosa</i> . . . . .	10	20	" "
<i>Zea Mays</i> (Missouri Cob pipe) × <i>Euchlaena perennis</i> HITCH. . . .		30	LONGLEY 1924c.
" " (Crinkly) × <i>Euchlaena perennis</i> HITCH. . . . .		30	" "
<i>Tripsacum dactyloides</i> . . . .	35		LONGLEY 1924c.
<i>Coix agrestis</i> LOWR. <sup>1)</sup> . . . .		20	(KUWADA 1915, 1919).
" <i>lachryma jobi</i> L. <sup>1)</sup> . . . .	10		LONGLEY 1924c.
<i>Imperata arundinacea</i> CYRILL .	10		BREMER 1925.
<i>Saccharum spontaneum</i> . . . .		ca. 68	(KUWADA 1915, 1919).
" <i>spontaneum</i> (Glagah alas Kletak III) . . .	56		BREMER 1923.
" <i>spontaneum</i> (Glagah alas Troeno) . . . .	56		" "
" <i>spontaneum</i> (Glagah Kepandjen) . . . .	56		" "
" <i>spontaneum</i> (Glagah alas Djatiroto) . . .	56		" "
" <i>officinatum</i> . . . . .	14	28	(FRANCK 1911).
" " . . . . .		68	(KUWADA 1915, 1919).
" <i>officinatum</i> (Ardjoeno) . . . . .	40		BREMER 1923, 1924.
" <i>officinatum</i> (Green German New-Guinea)	40		" " " "
" <i>officinatum</i> (Fidji)	40	ca. 80	" " " "
" <i>officinatum</i> (Batjan)	40	80	" " " "
" <i>officinatum</i> (Bandjarmassin hitam) .	40		" " " "
" <i>officinatum</i> (Teboe Sampang A.) . . . ca. 40			BREMER 1923.
" <i>officinatum</i> (Seedling Cane 247 of Bouricius (Fidji × —). . . . . ca. 40			" "
" <i>officinatum</i> (Teboe Hitam Rokan) . . . ca. 30			" "

<sup>1)</sup> *Coix agrestis* LOWR. and *C. lachryma jobi* L. may be the same species.

GRAMINEAE (continued)	n	2n	
<i>Saccharum officinarum</i> (Hitam Rokan) . . . . .	33-35	55	BREMER 1925.
" <i>officinarum</i> (Loe-ther's cane) . . . . .	ca. 50	98-99	BREMER 1923, 1924.
" <i>officinarum</i> (Black Cheribon) . . . . .	40	ca. 80	" " "
" <i>officinarum</i> (Red Egyptian Cane) . . . . .		ca. 80	BREMER 1923.
" <i>officinarum</i> (Chun-nee) . . . . .	46-50	ca. 91	" "
" <i>officinarum</i> (Ruck-ree) . . . . .	46-48		" "
" <i>officinarum</i> (Glagah Tabongo) . . . . .	40		BREMER 1925.
" <i>officinarum</i> (Ta-nangge) . . . . .	30		" "
" <i>officinarum</i> (Lahaina) . . . . .		80	BREMER 1924
" <i>narenga</i> . . . . .	15		BREMER 1925.
" <i>ciliarc</i> . . . . .	20		" "
" <i>Munja</i> . . . . .	30		" "
" <i>arundinaceum</i> . . . . .	30		" "
HYBRIDS OF SACCHARUM.			
Kassoer (prohaly <i>S. officinarum</i> × <i>S. spontaneum</i> ) . . . . .	68		BREMER 1923.
<i>Saccharum officinarum</i> × <i>spontaneum</i> (striped Preanger × Glagah alas Troeno) <sup>1)</sup> . . . . .	68-70		" "
<i>Saccharum officinarum</i> × <i>spontaneum</i> (Bandjarmassin hitam × Glagah Kepandjen) . . . . .	71		" "
<i>Saccharum officinarum</i> (Black Cheribon × Batjan) -SW-3 . . . . .	40	80	BREMER 1924
<i>Saccharum officinarum</i> (Black Cheribon × Batjan) -SW-111 . . . . .	40	80	" "
<i>Saccharum officinarum</i> (Black Cheribon × Batjan) -DI-52 . . . . .	40	80	" "
<i>Saccharum officinarum</i> (Bandjarmassin hitam × Loe-ther's) -100 POJ . . . . .		89	" "
Koesoma (Djamprox × Loe-ther's) . . . . .		93	" "
EK-2 (Bandjarmassin hitam or Lahaina × Fidji) . . . . .	40	80	" "
EK-28 (100 POJ × EK-2) . . . . .		80	" "
G-92 (100 POJ × Glagah alas Troeno) . . . . .		139	" "
2364 POJ (100 POJ × Kassoer) . . . . .		148	" "

<sup>1)</sup> Five of these hybrid individuals were examined by BREMER, 1923.

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<i>Erianthus Ravennae</i> . . . . .	30		BREMER 1925.
" <i>japonicus</i> . . . . .	30		" "
<i>Ischaemum anthecephoroides</i> MIQ. <sup>1)</sup> . . . . .		68	(KUWADA 1915, 1919).
" <i>timorense</i> . . . . .	10		BREMER 1925.
<i>Andropogon sorghum</i> . . . . .	10		(KUWADA 1915, 1919), MARCHAL 1920.
" <i>sorghum</i> var. <i>obovatus</i> . . . . .		20	(KUWADA 1915, 1919).
" <i>sorghum</i> var. <i>vulgaris</i> . . . . .	10		(KUWADA 1915, 1919).
( <i>Andropogon</i> ) <i>sorghum</i> . . . . .	10		KIESSELBACH & PETERSEN 1925.
<i>Paspalum dilatatum</i> . . . . .	20		MARCHAL 1920.
" <i>stoloniferum</i> . . . . .	10		" "
<i>Oryza sativa</i> . . . . .	12		(KUWADA 1910), NAKATOMI 1924 <sup>2)</sup> .
<i>Anthoxanthum odoratum</i> . . . . .	8		MARCHAL 1920.
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	14		" "
<i>Avena strigosa</i> . . . . .	7		(KIHARA 1919b), 1924, WINGE 1925.
" " . . . . .		14	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>barbata</i> . . . . .	7		KIHARA 1924.
" " . . . . .	14		(KIHARA 1919b), 1924, DORSEY 1925.
" " . . . . .		32	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>fatua</i> . . . . .	21		(KIHARA 1919b), 1924, HUSKINS 1925, DORSEY 1925, STOLZE 1925.
" " . . . . .		48	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>sativa</i> . . . . .	21		(KIHARA 1919b), 1924, HUSKINS 1925, WINGE 1925.
" " (Fatuid) . . . . .	21		HUSKINS 1925, WINGE 1925.
" " . . . . .		48	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>patula</i> var. <i>aurea</i> KCKE. . . . .	21	42	STOLZE 1925.
" <i>nuda incrimis</i> . . . . .		48	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>biaristata</i> . . . . .		14	" "
" <i>sterilis</i> . . . . .	21		(KIHARA 1919b), 1924.
" " . . . . .		44	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>byzantina</i> . . . . .	21		(KIHARA 1919b), 1924.
" " . . . . .		44	NIKOLAWEA 1922b.
" <i>algeriensis</i> . . . . .	21		(KIHARA 1919b), DORSEY 1925.

<sup>1)</sup> This is undoubtedly included in TISCHLER (1921/22) as *Andropogon Ischaemum*.

<sup>2)</sup> I have been unable to obtain the Japanese article by NAKATOMI in the Jap. Jour. of Genetics, Vol. 2, 1923. According to his English abstract (1924), he found 12 to be the haploid number in 21 races of rice plant.



GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<b>AVENA (continued).</b>			
<i>Avena Ludowiciana</i> . . . . .		44	NIKOLAEWA 1922b.
„ <i>brevis</i> . . . . .		14	„ „
„ <i>clauda</i> . . . . .		14	„ „
„ <i>pilosa</i> . . . . .		14	„ „
„ <i>Weistii</i> . . . . .	7		DORSEY 1925.
„ <i>barbata</i> × <i>fatua</i> . . . .	14+7 <sub>1</sub>		„ „
„ „ × <i>algeriensis</i> . . . .	14+7 <sub>1</sub>		„ „
<i>Secale montanum</i> GUSS. . . .	(6-)7	14	STOLZE 1925.
„ <i>cereale</i> L. . . . .	6	12	(NEMEC 1910, WESTGATE—pub. by EAST 1915).
„ „ L. . . . .	7		(SAKAMURA 1918), GOTOH 1924, BELLING 1925b, FERRAND 1923.
„ „ L. . . . .	8		(NAKAO 1911), GOTOH 1924, BELLING 1925b.
„ „ L. (Rosen Rye) . . . .	7		DORSEY 1925.
„ „ L. (Winter Rye) . . . .	8	16	KIHARA 1924.
„ „ L. ( „ „ ) . . . .	7	14	„ „
„ „ L. (Summer Rye) . . . .	8		„ „
„ „ L. ( „ „ ) . . . .	7	14	„ „
„ „ L. var. <i>vulgare</i> . . . .	7	14	STOLZE 1925.
<i>Triticum monococcum</i> . . . .		14	(SAKAMURA 1918), NIKOLAEWA 1922a <sup>1</sup> ), SAX 1923.
„ „ . . . . .	7	14	KIHARA 1924.
„ „ „ L. var. <i>Hornemannii</i> KORN. . . . .		14	SAX 1922.
„ <i>aegilopoides</i> LINK . . . .		14	STOLZE 1925.
„ „ <i>boeoticum</i> . . . . .	7	14	KIHARA 1924.
„ <i>durum</i> DESF. . . . .	14	28	(SAKAMURA 1918), KIHARA 1921, 1924.
„ „ „ . . . . .		28	NIKOLAEWA 1922a.
„ „ „ var. <i>hor-</i> <i>deiforme</i> KÖRN. („Kub- <i>banka</i> “) . . . . .		28	(SAX 1918), 1922, SAX & GAINES 1924.
„ <i>aestivum</i> L. subsp. <i>durum</i> (DESF.) THELL. . . .		28	SAX 1922.
„ <i>polonicum</i> . . . . .	14	28	(SAKAMURA 1918), KIHARA 1921, 1924, NIKOLAEWA 1922a, WATKINS 1924, SAX 1923.
„ <i>polonicum</i> L. <i>villosum</i> KÖRN (Polish) . . . .	14	28	SAX 1922, SAX & GAINES 1924.
„ <i>turgidum</i> L. . . . .	14	28	(SAKAMURA 1918), KIHARA 1921, 1924, NIKOLAEWA 1922a, SAX 1923, WATKINS 1924.

<sup>1</sup>) I have used the abstract (NIKOLAEWA 1922a), not the Russian article in „Verhandlungen des Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow, 1920.“

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<i>Triticum turgidum</i> var. <i>modorum</i> KÖRN (RIVET) .		28	WATKINS 1925.
" <i>turgidum</i> L. var. <i>pseudocervinum</i> KÖRN. (Alaska) . . . . .		28	SAX 1922, SAX & GAINES 1924.
" <i>aestivum</i> L. subsp. <i>vulgare</i> (VILL.) THELL. var. <i>turgidum</i> (L.) DRUCE . . . . .		28	SAX 1922.
" <i>dicoccum</i> . . . . .		28	(SAKAMURA 1918), NIKOLAEWA 1922a, SAX 1923, KIHARA 1924.
" <i>dicoccum</i> SCHRK. var. <i>tricoccum</i> SCHUBI. .	14		STOLZE 1925.
" <i>dicocconides</i> . .	14	28	KIHARA 1924.
" <i>dicocconides</i> KOTSCHY var. <i>Aaronsohnii</i> . .	14		STOLZE 1925.
" <i>persicum</i> VAV. var. <i>stramineum</i> ZHUK. .		28	ZHUKOVSKI 1923.
" <i>persicum</i> VAV. var. <i>rubiginosum</i> ZHUK. .		28	" "
" <i>persicum</i> VAV. var. <i>coeruleum</i> ZHUK. .		28	" "
" <i>persicum</i> VAV. var. <i>fuliginosum</i> ZHUK. .		28	" "
" <i>vulgare</i> <sup>1)</sup> .	21	42	(SAKAMURA 1918), KIHARA 1921, 1924, WATKINS 1924, WINGE 1924, SAX 1923, THOMPSON 1925, STOLZE 1925.
" <i>vulgare</i> . . .		42-44	NIKOLAEWA 1922a.
" <i>vulgare</i> VILL. var. <i>lutescens</i> KÖRN. (Marquis) . . . . .		42	SAX 1922, SAX & SAX 1924, SAX & GAINES 1924.
" <i>vulgare</i> var. <i>lutescens</i> KÖRN. (Yeoman) .		42	WATKINS 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>albidum</i> KÖRN. (Swedish Iron)		42	" "
<i>Triticum sativum</i> LAM. <i>T. aestivum</i> L. subsp. <i>vulgare</i> (VILL.) THELL. var. <i>erythro-</i> <i>spermum</i> KÖRN. (Preston) .		42	SAX 1922, SAX & GAINES 1924.
<i>Triticum sativum</i> LAM. <i>T. aestivum</i> L. subsp. <i>vulgare</i> (VILL.) THELL. var. <i>albidum</i> KÖRN. (Amby) (Bluestem) . . . . .		42	SAX 1922.
<i>Triticum compactum</i> <sup>2)</sup> . . . . .	21	42	(SAKAMURA 1918), KIHARA 1921, 1924, SAX 1922.

<sup>1)</sup> For an enumeration of earlier investigators who found other chromosome numbers in this species see TISCHLER 1921/22.

<sup>2)</sup> For an enumeration of earlier investigators who found other chromosome numbers in this species see TISCHLER (1922).

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<i>Triticum compactum</i> (cont'd).		50	NIKOLAEWA 1922a.
„ <i>compactum</i> Host. var.			
<i>Humboldtii</i> KORN. (Wash.			
Hybrid No. 143).		42	SAX 1922, SAX & GAINES 1924.
<i>Triticum aestivum</i> L. subsp. <i>vul-</i>			
<i>gare</i> (VILL.) THELL. var. <i>com-</i>			
<i>pactum</i> (HOST.) SACC. . . .		42	SAX 1922.
<i>Triticum Spelta</i> . . . .	21	42	(SAKAMURA 1918), KIHARA 1921,
			1924, SAX 1923.
„ „ . . . .		44	NIKOLAEWA 1922a.
„ „ L. var. <i>album</i>			
AL. . . .	21		STOLZE 1925.
„ <i>aestivum</i> L. subsp.			
<i>vulgare</i> (VILL.) THELL. var.			
<i>Spelta</i> (L.) SACC. . . .		42	SAX 1922.
<i>Triticum fuliginosum</i> . . .		44	NIKOLAEWA 1922a.
„ <i>fuliginosum</i> var. <i>pers-</i>			
<i>icum</i> . . . .		28	VAVILOV, pub. by NIKOLAEWA
			1922a.
„ <i>vulgare</i> („Speltoid-			
heterozygoten“)	21	42	WINGE 1924
„ <i>vulgare</i> („Speltoid-			
homozygoten“)	21	42	„ „
„ <i>vulgare</i> („Compactum-			
heterozygoten“)	20-21	42	„ „
„ <i>vulgare</i> („Squarehead-			
heterozygoten“)		41	„ „
„ <i>vulgare</i> („Zwergkolben-			
typus“)		42	„ „
„ <i>vulgare</i> („Perennis			
typus“)		41	„ „
„ ( <i>Agropyrum</i> ) <i>repens</i> L.	21	42	STOLZE 1925.
TRITICUM HYBRIDS			
<i>Triticum monococcum</i> × <i>turg-</i>			
<i>idum</i> (Alaska) . . . .		21	SAX 1922.
„ <i>dicoccum</i> × <i>monococ-</i>			
<i>cum</i> . . . .	4-7 +		
	131-71	21	KIHARA 1924
„ <i>aegilopoides</i> × <i>dicoc-</i>			
<i>cum</i> . . . .	4-7 +		
	131-71		„ „
„ <i>durum</i> × <i>vulgare</i> F <sub>1</sub> .	14 + 71	35	(KIHARA 1919a), 1924, SAX 1921,
			1922, 1923.
„ „ × „ F <sub>2</sub> .		31-38	KIHARA 1921.
„ „ × „ F <sub>2</sub> .	16, 17,	30, 31,	
	19, 21	33, 38	KIHARA 1924.
„ „ × „ F <sub>2</sub> .	14-21		THOMPSON 1925.
„ „ × „ F <sub>3</sub> .		28	KIHARA 1921.
„ „ × „ F <sub>3</sub> .	14, 15,	28, 29,	
	21	37, 40	KIHARA 1924.

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
TRITICUM HYBRIDS (Continued).			
<i>Triticum durum</i> × <i>vulgare</i> F <sub>4</sub> .		28-30, 34-37, 39, 41.	KIHARA 1924.
" " × " (Amby) 14+7 <sub>1</sub>		35	SAX 1922.
" " × " (Bluestem) . . . . . 14+7 <sub>1</sub>		35	" "
" <i>vulgare</i> (Amby) × <i>durum</i> . . . . . 14+7 <sub>1</sub>		35	" "
" <i>vulgare</i> (Bluestem) × <i>durum</i> . . . . . 14+7 <sub>1</sub>		35	" "
" <i>vulgare</i> (Amby) × <i>durum</i> (Kubanka) F <sub>3</sub>		28,30- 38, 42	SAX 1923.
" <i>vulgare</i> (Amby) × <i>durum</i> (Kubanka) .		35	SAX & GAINES 1924.
" <i>vulgare</i> (Marquis) × <i>durum</i> (Kubanka) .		35	" " "
" <i>vulgare</i> × <i>polonicum</i> F <sub>2</sub> . . . . .		28,32- 36,42.	SAX 1923.
" <i>vulgare</i> (Red Fife) × <i>polonicum</i> (Polish) F <sub>3</sub>		28, 32-36	" "
" <i>vulgare</i> (Marquis) × <i>turgidum</i> (Alaska) .		35	SAX & GAINES 1924.
" <i>vulgare</i> (Bluestem) × <i>turgidum</i> . . . . . 14+7 <sub>1</sub>		35	SAX 1922.
" <i>turgidum</i> (Rivet) × <i>vulgare</i> (Iron) F <sub>2</sub> . .		28, 31-32	WATKINS 1924.
" <i>turgidum</i> (Rivet) × <i>vulgare</i> (Yeoman) F <sub>3</sub>		28, 39-40	" "
" <i>turgidum</i> × <i>compactum</i> F <sub>1</sub> . . . . .		35	(KIHARA 1919a), 1924.
" <i>turgidum</i> × <i>compactum</i> F <sub>2</sub> . . . . .		35,38- 39, 42	KIHARA 1921.
" <i>turgidum</i> × <i>compactum</i> F <sub>2</sub> . . . . . 18-21		38, 39, 42	KIHARA 1924.
" <i>turgidum</i> × <i>compactum</i> F <sub>3</sub> . . . . .		38	KIHARA 1921.
" <i>turgidum</i> × <i>compactum</i> F <sub>3</sub> . . . . . 21		38, 40-42	KIHARA 1924.
" <i>turgidum</i> × <i>compactum</i> F <sub>4</sub> . . . . . 20, 21		39-42	" "
" <i>compactum</i> var. <i>humboldtii</i> KÖRN. × <i>turgidum</i> (Alaska) . .		35	SAX & GAINES 1924.
" <i>compactum</i> var. <i>humboldtii</i> KÖRN. × <i>polonicum</i> (Polish) . . .		35	" " "
" <i>compactum</i> × <i>durum</i> 14+7 <sub>1</sub>		35	SAX 1922.

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
TRITICUM HYBRIDS (continued).			
<i>Triticum polonicum</i> × <i>compactum</i> F <sub>1</sub> . . . . .		35	KIHARA 1924.
" <i>polonicum</i> × <i>compactum</i> F <sub>2</sub> . . . . .		37	KIHARA 1921.
" <i>polonicum</i> × <i>compactum</i> F <sub>2</sub> . . . . .	21	37	KIHARA 1924.
" <i>polonicum</i> × <i>compactum</i> F <sub>3</sub> . . . . .		28, 37, 40-41	KIHARA 1921.
" <i>polonicum</i> × <i>compactum</i> F <sub>3</sub> . . . . .	14, 21	28, 37, 40-41	KIHARA 1924.
" <i>polonicum</i> × <i>compactum</i> F <sub>4</sub> . . . . .	21	41	" "
" <i>polonicum</i> × <i>Spelta</i> F <sub>1</sub>		35	(KIHARA 1919a), 1924.
" " × " F <sub>2</sub>		38	KIHARA 1921.
" " × " F <sub>2</sub>	20, 21	36, 38	KIHARA 1924.
" " × " F <sub>4</sub>		38-41	KIHARA 1921
" " × " F <sub>3</sub>	14, 16, 19-21.	28, 30, 35	
		37-41	KIHARA 1924
" " × " F <sub>4</sub>	20-21	39-42	" "
" " × " F <sub>5</sub>	20, 21	39-42	" "
" <i>vulgare</i> × <i>Secale cereale</i> . . . . .		8 +	(NAKAO 1911).
" <i>vulgare</i> × <i>Secale cereale</i> . . . . .		38, 42	(SAKAMURA 1917, pub. by KIHARA 1919a).
" <i>vulgare</i> (Martin's Amber) × <i>Secale cereale</i> (Winter Rye) . . . . .	0-3 + 22 <sub>1</sub> -28 <sub>1</sub>	28	KIHARA 1924.
" <i>vulgare</i> × <i>Aegilops cylindrica</i> . . . . .	7+21 <sub>1</sub>		SAX & SAX 1924.
<i>Aegilops ovata</i> . . . . .	16	32	BALLY 1912
" " . . . . .	14	28	KIHARA 1924.
" <i>cylindrica</i> . . . . .	14		SAX & SAX 1924.
" <i>squarrosa</i> . . . . .		28	KIHARA 1924.
" <i>triticoideus</i> . . . . .		28	" "
" <i>ventricosa</i> . . . . .		28	" "
<i>Hordeum distichum</i> . . . . .		14	KIHARA 1924.
" <i>distichum</i> L. var. <i>erectum</i> SCHÜBL. . . . .	7		STOLZE 1925.
" <i>distichum</i> L. var. <i>zeocrithum</i> L. . . . .		14	" "
" <i>hexastichum</i> . . . . .			KIHARA 1924.
" <i>vulgare</i> . . . . .	7	14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>abyssinicum</i> SER.* . . . .		14	EMME 1925.

The asterisk (\*) denotes that a single chromosome has a satellite; (\*\*) denote two chromosomes with satellites.

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<i>Hordeum vulgare</i> var. <i>asiaticum</i> VAV. . . . .		14	EMME 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>Attenbergianum</i> R. REG.* .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>coeleste</i> .		14	TANJI 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>coeleste himalayense</i> RITTIG*		14	EMME 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>coeleste pamyricum</i> VAV. . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>coeleste parvum</i> R. REG. . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>deficiens</i> SEUD* <sup>1)</sup> . . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>deficiens</i> SEUD . . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>duplinigrum</i> KÖRN.**. .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>erectum</i> SCHUBL. . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>curylepis</i> KÖRN.* <sup>2)</sup> . . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>glabroheterolepis</i> VAV. . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>Horsfordianum</i> WITTM . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>japonicum</i> VAV. . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>macrolepis</i> A. BR. . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>melanicum</i> KÖRN. . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>melanocritum</i> KÖRN.* . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>nigricans</i> SÉR.* . . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>nigrum</i>		14	TANJI 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>nigronudum</i> R. REG.* . .		14	EMME 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>nigrolonsum</i> KÖRN. . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>nudum</i> L.		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>nudum Linnearum</i> R. REG.		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>nudideciens</i> KÖRN.**. .		14	" "

The asterisk (\*) denotes that a single chromosome has a satellite; (\*\*) denote two chromosomes with satellites.

<sup>1)</sup> Of this species 4 types are without a satellite, while 1 has a single satellite.

<sup>2)</sup> Of this species a type both with and without a satellite has been investigated.

GRAMINEAE (continued).	n	2n	
<i>Hordeum vulgare</i> var. <i>nulans</i>			
SCHUBL . . . . .		14	EMME 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>pallidum</i>			
SÉR. . . . .		14	EMME 1925, TANJI 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>pallidum</i>			
<i>bucharicum</i> R. REG.*		14	EMME 1925.
" <i>vulgare</i> var. <i>persicum</i>			
KORN . . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>persicum</i>			
<i>erivanense</i> R. REG. .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>pyramid-</i>			
<i>atum</i> KÖRN. . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>recens</i>			
KORN.* . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>revela-</i>			
<i>tum</i> KÖRN. . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>ricotense</i>			
R. REG. . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>Steudeli</i>			
KÖRN.* <sup>1)</sup> . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>Schimper-</i>			
<i>ianum</i> KÖRN.* . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>transcasp-</i>			
<i>icum</i> VAV.* . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>tonsum</i>			
KÖRN. . . . .		14	" "
" <i>vulgare</i> var. <i>trifurca-</i>			
<i>tum</i> SCHLECHT** . .		14	" "
" <i>intermedium hatxoni</i> .		14	TANJI 1925.
" " <i>mortoni</i>		14	" "
" <i>spontanum</i> . . .		14	" "
" " C. KOCH	7	14	STOLZE 1925.
" <i>murinum</i> . . . . .		14	TANJI 1925.
" " . . . . .	7	14	STOLZE 1925.
" <i>nodosum</i> . . . .		14	TANJI 1925.
" <i>pussillum</i> . . . .		14	" "
" <i>caespitosum</i> . . .		ca. 14	" " *
" <i>pubatum</i> . . . .		ca. 14	" "
" <i>gussoneanum</i> . . .		14	" "
" <i>maritimum</i> . . .		14	" "

## CYPERACEAE.

Subgenus *Primocarex*

KÜKENTH.

Section *Dioicae* TUCKERM.*Carex dioica* L. (Hort. Berg.

from Finse, Norway) . . . . . 26

HEILBORN 1922c, 1924.

The asterisk (\*) denotes that a single chromosome has a satellite; (\*\*) denote two chromosomes with satellites.

<sup>1)</sup> Of this species three types are without a satellite while 1 type has a single satellite.

CYPERACEAE (continued).	n	2n
CAREX (continued).		
Section Petraeae O. F. LANG		
<i>Carex rupestris</i> ALL. (From Tromsø) . . . . .	25	HEILBORN 1924
Subgenus Vigneae (P. BEAUV.) NEES.		
Section Arenariae KUNTH.		
<i>Carex intermedia</i> GOOD. (= <i>disticha</i> HUDS., fr. <i>Djursholm</i> )	ca. 31	" "
Section Muehlenbergiae KUNTH.		
<i>Carex contigua</i> HOPPE . . . . .	ca. 29	" "
<i>Carex divulsa</i> GOOD. Leersii (F. SCHULTZ) W. KOCH Hort. Berg. fr. Stenshuvud, Scania Sweden) . . . . .	29	" "
Section Stenorhynchae TH. HOLM.		
<i>Carex vulpina</i> L. (fr. <i>Djursholm</i> ) . . . . .	34	HEILBORN 1922c, 1924.
Section Paniculatae KUNTH		
<i>Carex paradoxa</i> WILLD (fr. Bodo) . . . . .	32	HEILBORN 1924.
Section Canescentes FRIES		
<i>Carex canescens</i> L. (fr. Tromsø) . . . . .	28	" "
Section Tenuiflorae KUNTH.		
<i>Carex loliacea</i> L. (Hort. Berg. fr. Paddos (?) . . . . .	27	" "
Section Elongatae KUNTH.		
<i>Carex elongata</i> L. (fr. <i>Djursholm</i> ) . . . . .	ca. 28	" "
Subgenus Eucarex COSS. et GERM.		
Section Acutae FRIES.		
Subsection Rigidae FRIES.		
<i>Carex rigida</i> GOOD. (Hort. Berg. fr. Fjällnäs, Sweden) . . . . .	35	" "
Subsection Vulgares ASCHERS		
<i>Carex aquatilis</i> WAHLENB. (cf STOUT 1913) . . . . .	ca. 37	" "
<i>Carex Goodenoughii</i> GAY (fr. <i>Djursholm</i> ) . . . . .	42	HEILBORN 1922c, 1924.
<i>Carex Goodenoughii</i> var. <i>juncea</i> FRIES (Hort. Berg.) . . . . .	42	" 1924.
<i>Carex gracilis</i> CURT. (Uppsala Bot. Gard. and Hort. Berg. spont.) . . . . .	42	HEILBORN 1922c, 1924.
Subsection Caespitosae FRIES.		
<i>Carex caespitosa</i> L. (fr. <i>Djursholm</i> ) . . . . .	40	" " "



CYPERACEAE (continued).	n	2n
CAREX (continued).		
Subsection Caespitosae		
FRIES (continued).		
<i>Carex Hudsonii</i> A. BENN. (× <i>Goodenoughii</i> GAY?) - fr. Djursholm . . . . .	40	HEILBORN 1922c, 1924.
Section Atratae KUNTH.		
<i>Carex alpina</i> SWARTZ. (Hort. Berg. fr. Norway) . . . . .	28	HEILBORN 1924.
<i>Carex Buxbaumii</i> WAHLENB. (Hort. Berg. fr. Jämtland, Sweden) . . . . .	ca. 37	" "
<i>Carex astrata</i> L. (Hort. Berg.) .	27	HEILBORN 1922c, 1924.
Section Trachychlaenae		
DREJER.		
<i>Carex glauca</i> MURR. (et. SCOP.) (fr. Visby) . . . . .	38	HEILBORN 1924.
Section Pachystylae		
KÜKENTH.		
<i>Carex pallescens</i> L. (fr. Djurs- holm) . . . . .	32	HEILBORN 1922c, 1924.
<i>Carex tomentosa</i> L. (fr. Visby) .	24	HEILBORN 1924
Section Montanae FRIES.		
<i>Carex ericetorum</i> POLL. (fr. Djursholm) . . . . .	15	(HEILBORN 1918), 1922c, 1924.
<i>Carex montana</i> L. (Hort. Berg.)	19	HEILBORN 1922c, 1924.
<i>Carex pilulifera</i> L. (fr. Djurs- holm) . . . . .	9	(HEILBORN 1918), 1922c, 1924.
Section Mitratae KÜKENTH.		
<i>Carex caryophyllea</i> LATOURR. (fr. Djursholm) . . . . .	31	(HEILBORN 1918), 1922c, 1924.
Section Digitatae FRIES.		
<i>Carex digitata</i> L. (fr. Djurs- holm) . . . . .	26	(HEILBORN 1918), 1922c, 1924.
<i>Carex ornithopoda</i> WILLD. (fr. Visby) . . . . .	ca. 23	HEILBORN 1924.
Section Paniculae TUCKERM.		
<i>Carex panicea</i> L. (fr. Djursholm).	16	HEILBORN 1922c, 1924.
<i>Carex sparsiflora</i> (WAHLENB.) STEUD. (= <i>vaginata</i> TAUSCH. Hort. Berg. fr. Fjällnäs, Swe- den and Valdres, Norway) .	16	HEILBORN 1924.
Section Hymenochlaenae		
DREJER.		
<i>Carex capillaris</i> L. (Hort. Berg. fr. Skellefteå, Sweden)	27	" "
Section Spirostachyae		
DREJER.		
<i>Carex punctata</i> GAUD. (Hort. Berg.) . . . . .	34	" "
<i>Carex distans</i> L. (fr. Visby) . .	37	" "
<i>Carex Hornschuchiana</i> HOPPE (fr. Visby) . . . . .	28	" "

CYPERACEAE (continued).	n	2n
Section <i>Spirostachyae</i>		
DREJER. (Continued).		
<i>Carex flava</i> L. $\times$ <i>Hornschuchiana</i> HOPPE (probably fr. Bodö) . . . . .	33	HEILBORN 1924.
<i>Carex Oederi</i> (EHRH.) HOFFM. (fr. Djursholm) . . . . .	35	" "
<i>Carex lepidocarpa</i> TAUSCH. (Hort. Berg. fr. Kävlinge, Scania, Sweden and fr. Visby) . . . . .	34	" "
Section <i>Pseudocyperae</i>		
TUCKERM.		
<i>Carex pseudo-cyperus</i> L. (fr. Djursholm) . . . . .	33	" "
Section <i>Physocarpae</i>		
DREJER.		
Subsection <i>Lupulinae</i>		
TUCKERM.		
<i>Carex Grayi</i> CAREY (Hort. Berg. fr. Zurich Bot. Garden)	26	" "
Subsection <i>Vesicariae</i>		
TUCKERM.		
<i>Carex rostrata</i> STOKES (fr. Djursholm) . . . . .	38	HEILBORN 1922c, 1924.
<i>Carex vesicaria</i> L. (fr. Djursholm) . . . . .	41	" " "
Section <i>Paludosae</i> FRIES.		
<i>Carex riparia</i> CURT. (fr. Djursholm) . . . . .	36	" " "
Section <i>Hirtae</i> TUCKERM.		
<i>Carex hirta</i> L. (Hort. Berg.) . . . . .	56	HEILBORN 1924.
" <i>vaginata</i> TAUSCH. . . . .	15 & 16	" 1922c.
" <i>Halleri</i> GUNN. . . . .	28	" "
<b>FARINOSAE.</b>		
<b>BROMELIACEAE.</b>		
<i>Tillandsia usneoides</i> . . . . .	16	BILLINGS 1904.
<i>Pulcarrnia</i> $\times$ <i>anthocalyx</i> MART. . . . .	25	TAYLOR 1925c.
<i>Ananas sativus</i> (Banos race) . . . . .	75	HEILBORN 1922a.
<i>Aechmea conspicuarmata</i> BAKER . . . . .	50	TAYLOR 1925c.
<b>PONTEDERIACEAE.</b>		
<i>Eschornia speciosa</i> KUNTH. . . . .	ca. 32	TAYLOR 1925c.
<b>LILIIFLORAE.</b>		
<b>LILIACEAE.</b>		
<i>Hemerocallis fulva</i> . . . . .	12	(STRASBURGER 1882).
" " . . . . .	33	BELLING 1925c.
<i>Uvularia grandiflora</i> . . . . .	7	BELLING 1925a.
<i>Aloe arborescens</i> MILL. . . . .	7	TAYLOR 1925b.
" <i>saponaria</i> HAW. . . . .	7	TAYLOR 1925b, c.
<i>Gasteria verrucosa</i> MILL. . . . .	7	14 TAYLOR 1924.
" <i>Cheilophylla</i> BAKER . . . . .	7	14 " "

LILIACEAE (continued).	n	2n	
<i>Haworthia cymbiformis</i> var. <i>obtusula</i> BAKER . . . . .	7	14	TAYLOR 1925b.
<i>Allium cepa</i> . . . . .	8		(SCHAFFNER 1898, NEMEC 1898, MIYAKE 1905, LUNDEGARDH 1912, REED 1914), TAYLOR 1925a <sup>1</sup> ).
" " . . . . .		24	(BONNEVIE 1908).
" " . . . . .		30+	(MERRIMAN 1904).
" <i>odorum</i> L. . . . .	8	16 <sup>2</sup> )	HABERLANDT 1922.
<i>Galltonia candicans</i> . . . . .	8		(SCHNIEWIND-THIES 1901, STRASBURGER 1904a, 1905, MIYAKE 1905, DIGBY 1910, MÜLLER 1912).
<i>Galltonia candicans</i> . . . . .		16	NEWTON 1924.
" <i>princeps</i> . . . . .		16	" "
<i>Tulipa Gesneriana</i> . . . . .	12		(ERNST 1901, SCHNIEWIND-THIES 1901).
" <i>Gesneriana</i> var. <i>La Candeur</i> . . . . .		24	DE MOL 1925.
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Murillo</i> . . . . .		24	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Prosperpine</i> . . . . .		24	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Tournesol</i> . . . . .		24	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>White Duc</i> . . . . .		24	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Pink Beauty</i> . . . . .		36	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Breeder-tulip</i> . . . . .		24	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Breeder-tulip Goliath</i> . . . . .		ca. 36	" " "
" <i>Gesneriana</i> var. <i>Darwin</i> . . . . .		24	" " "
" <i>silvestris</i> L. . . . .	12		(GUIGNARD 1891, 1900).
" " " . . . . .		ca. 48	DE MOL 1925.
<i>Hyacinthus orientalis</i> (Yellow Hammer) . . . . .		16	(DE MOL 1921a, b).
" <i>orientalis</i> (Yellow Hammer) . . . . .	8		DAVENPORT 1922-1923, DE MOL 1923b, BELLING 1924.
" <i>orientalis</i> (Lady Derby) . . . . .		24	(DE MOL 1921a, b) 1923a.
" <i>orientalis</i> (Lady Derby) . . . . .	12		BELLING 1924.
" <i>orientalis</i> (Général Péliissier) . . . . .		16	DE MOL 1921a, b, 1923a.

<sup>1</sup>) For a discussion of fiber attachment see TAYLOR 1925a.

<sup>2</sup>) HABERLANDT (1922) found ca. 24 chromosomes in the endosperm.

LILIACEAE (continued).	n	2n	
<i>Hyacinthus orientalis</i> (Nimrod)		19	DE MOL 1921 a, b, 1923a.
" <i>orientalis</i> (City of Haarlem) . . .		23	" " " " "
" <i>orientalis</i> (Marchioness of Lorne) .		16	" " " " 1923b, 1925.
" <i>orientalis</i> (Van Speijk) . . . .		21	DE MOL 1921a, b.
" <i>orientalis</i> (King of the Blues) . . .		24	" " 1921a, bc, 1923a.
" <i>orientalis</i> (King of the Blues) . . .	24/2		BELLING 1925d.
" <i>orientalis</i> (King of the Blues) dwarf no.1		18	DE MOL 1921c.
" <i>orientalis</i> (King of the Blues) dwarf no.2		21	" " "
" <i>orientalis</i> (Queen of the Pinks) . . .		24	" " 1921a, b, c.
" <i>orientalis</i> (Baron van Tuyll) . .		16	" " 1921a, b, 1923a.
" <i>orientalis</i> (Gertrude)		16	" " 1921a, b, 1923a, 1925.
" <i>orientalis</i> (Gari-baldi) . . . .		16	" " 1923a.
" <i>orientalis</i> (Homerus). . . . .		16	" " 1921a, b, 1923a.
" <i>orientalis</i> (Lin-naeus) . . .		16	" " 1923a.
" <i>orientalis</i> (Robert Steiger), (Maria Catharina) .		16	" " 1921a, b, 1923a.
" <i>orientalis</i> (Grand Maitre) . .		24	" " 1921a, 1923a, b, 1925.
" <i>orientalis</i> (Generaal de Wet). . . .		24	" " 1921a, 1923a.
" <i>orientalis</i> (Graf Zeppelin) . .		24	" " 1923a.
" <i>orientalis</i> (Grand Maitre giganteus).		24	" " 1921a, 1923a.
" <i>orientalis</i> (Lord Balfour) . . . .		24	" " 1923a.
" <i>orientalis</i> (Gigantea) . . . .		24	" " 1921a, 1923a.
" <i>orientalis</i> (Rosea Maxima) . . . .		20	" " " "
" <i>orientalis</i> (Cardinal Wiseman) . . .		27	" " " "
" <i>orientalis</i> (L'Innocence) . . . . .		27	" " " " , 1923b.
" <i>orientalis</i> (Garrick).		28	" " 1921a, 1923a.
" <i>orientalis</i> (La Grandedesse) . . . . .		28	" " " "

LILIACEAE (continued).	n	2n	
HYACINTHUS (continued)			
<i>Hyacinthus orientalis</i> (Totilla) .		30	DE MOLL 1921a, 1923a.
<i>Hybrids of Hyacinthus orientalis.</i>			
Romaine blanche × Flora .		16	" " 1921a.
L'Innocence × Romaine blanche . . . . .		22	" " "
Baron van Tuyll × Romaine blanche . . . . .		16	" " "
Gertrude × Yellow Hammer		24&36	" " "
<i>Veltheimia viridifolia</i> JACQ. . .	20	40	TAYLOR 1925a.
<i>Yucca filamentosa</i> L. <sup>1)</sup> . . .		10	" "
AMARYLLIDACEAE.			
<i>Haemanthus</i> spec. . . . .		16-18	(MÜLLER 1912).
" <i>Katharinac</i> . . . . .	ca. 12		STENAR, A. H.: Sv: SON 1925.
<i>Clivia miniata</i> REG. . . . .	18		VAN CAMP 1924.
<i>Galanthus nivalis</i> . . . . .	12		STENAR, A. H.: Sv: SON 1925.
<i>Crinum latifolium</i> . . . . .	ca. 12		STENAR, A. H.: Sv: SON 1925.
<i>Cyrtanthus parviflorus</i> BAKER .		ca. 16	TAYLOR 1925a.
<i>Narcissus Pseudonarcissus</i> (minor sub-class)			
" <i>Pseudonarcissus minor</i> (type) . . . . .		14	DE MOL 1922.
" <i>Pseudonarcissus minor cyclamineus</i> . .		14	" " "
" <i>Pseudonarcissus nanus</i> . . . . .		14	" " "
" <i>Pseudonarcissus minimus</i> . . . . .		14	" " "
<i>Pseudonarcissus (festalis sub-class).</i>			
" <i>Pseudonarcissus muticus</i> . . . . .		14	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. <i>capax plenus</i> . . .		14	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. <i>Telamonius plenus</i> .		14	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. <i>Johnstoni</i> Queen of Spain . . . . .		20	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. <i>Maximus</i> . . . . .		21	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. <i>Golden Spur</i> . . .		21	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. <i>Bicolor Victoria</i> . .		22	" " "

<sup>1)</sup> TAYLOR (1925c) reports that the diploid number of this species includes a number of small chromosomes along with ten large ones.

AMARYLLIDACEAE (Cont'd).	n	2n	
<i>Narcissus Pseudonarcissus</i> var. Buttonhole <sup>1)</sup> . . .		22	DE MOLL 1922.
" <i>Pseudonarcissus</i> var. King Alfred . . .		28	" " "
" <i>Pseudonarcissus</i> var. Van Waveren's Giant . . .		28	" " "
( <i>Narcissus poeticus</i> × <i>Pseudonarcissus</i> ) Lucifer . . .		14	DE MOL 1925.
( <i>Narcissus poeticus</i> × <i>Pseudonarcissus</i> ) Lucifer (bud variation) . . .		ca. 28	" " "
( <i>Narcissus poeticus</i> × <i>Pseudonarcissus</i> ) Fuselier . . .		14	" " "
( <i>Narcissus poeticus</i> × <i>Pseudonarcissus</i> ) Fuselier (bud variation) . . .		28	" " "
<i>Bomarea Caldasii</i> . . .	9		STENAR, A. H.: SV: SON 1925.
<i>Alstroemeria psittacina</i> - (pulchella) . . .	8		(GUIGNARD 1889, 1891).
<i>Alstroemeria psittacina</i> - (pulchella) . . .	9		STENAR, A. H.: SV: SON 1925.
<i>Hypoxis decumbens</i> . . .	22		" " " "
" <i>villosa</i> . . .	ca. 22		" " " "
VELLOZIACEAE.			
<i>Vellozia elegans</i> . . .	24-26		STENAR, A. H.: SV: SON 1925
DIOSCOREACEAE.			
<i>Dioscorea sinuata</i> VELL. . .	ca. 12	ca. 24	(SUSSENGUTH 1920, 1921).
" " " . . .	17-18	ca. 35	MEURMAN 1925.
" <i>caucasica</i> LIPSKY . . .	10		" "
<i>Tamus communis</i> L. . .	24		" "
SCITAMINEAE.			
CANNACEAE.			
<i>Canna indica</i> <sup>2)</sup> . . .	3		(WIEGAND 1900).
" " . . .	8		STRASBURGER 1904a.
" " (Gladiator) . . .	9		BELLING 1921.
" " ( " ) . . .	27/2		BELLING 1921, 1925c.
" " (Eldorado) . . .	9		TOKUGAWA & KUWADA 1924.
" " (Black Warrior) . . .	9	18	" " "
" " (Venus) . . .		18	" " "
" " (George Washington) . . .		18	" " "

<sup>1)</sup> „Buttonhole“ is a bud variation of Bicolor Victoria.

<sup>2)</sup> According to TISCHLER (1921/22) KUWADA had determined in 1918 and verbally reported that 18 and 27 were the diploid numbers in *Canna indica* and a triploid mutant variety „Hero“, respectively.

CANNACEAE (continued)	n	2n	
<i>Canna indica</i> (Mrs. Alfred F. Conard) . . . .		18	TOKUGAWA & KUWADA 1924.
„ „ (Black Prince) .		18	„ „ „
„ „ (Eastern Beauty)		18	„ „ „
„ „ (Gladiflora) . .		18	„ „ „
„ „ (Halley Comet) .	9	17-18	„ „ „
„ „ (Ygandale) . . .		18	„ „ „
„ „ (Mrs. Carl Kelsey) . . . . .		18	„ „ „
„ „ (Meteor) . . . .		18	„ „ „
„ „ (Favorite Jap.)		18	„ „ „
„ „ (Dr. Nansen) . .		18	„ „ „
„ „ (King Humbert)		27	„ „ „
„ „ (Brilliant) . . .		27	„ „ „
„ „ (Rossinia) . . .		27	„ „ „
„ „ (Wyonung) . . .		27	„ „ „
„ „ (Niagara) . . .		27	„ „ „
„ „ (Burpee's „Firebird”) . . . .	27/2		BELLING 1925c.
„ „ (Pennsylvania) .	27/2		„ „

## MICROSPERMAE.

## ORCHIDACEAE.

<i>Platanthera bifolia</i> (L.) RICH. .	21		AFZELIUS 1922.
<i>Platanthera chlorantha</i> (CUSTER) RCHB. . . . .	21		„ „
<i>Platanthera obtusata</i> (BANKS) LINDLEY . . . . .	63		„ „
<i>Cypripedium acaule</i> . . . . .	9 & 10		BELLING 1924.
Pure Species.			
<i>Orchis Morio</i> . . . . .		20	FUCHS & ZIEGENSPECK 1924.
„ <i>militaris</i> . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>ustulatus</i> . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>coriophorus</i> . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>latifolius</i> . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>incarnatus</i> . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>maculatus</i> . . . . .	10	20	„ „ „
<i>Gymnadenia conopsea</i> . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>odoratissima</i> . . . . .	10	20	„ „ „
<i>Anacamptis pyramidalis</i> . . . .	10	20	„ „ „
„Normformen”.			
<i>Orchis latifolius</i> × <i>paluster</i> . .	10	20	„ „ „
<i>Gymnadenia</i> × <i>Anacamptis</i> . .		20	„ „ „
<i>Orchis maculatus</i> × <i>latifolius</i> .		20	„ „ „
„ <i>Traunsteineri</i> (Stüttenegross) . . . . .		20	„ „ „

ORCHIDACEAE (continued).	n	2n	
<i>Orchis Traunsteineri</i> (Hammerschmiede) . . . .	10	20	FUCHS & ZIEGENSPECK 1924.
„ <i>Traunsteineri</i> (Stotten ad latifol.) . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>Traunsteineri</i> (Mustermoor) . . . .		20	„ „ „
„ <i>incarnatus</i> × <i>latifolius</i>		20	„ „ „
„ <i>Traunsteineri</i> ad latif. (Polling) . . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>Traunsteineri</i> ad latif. M. M. . . . .		20	„ „ „
„ <i>Traunsteineri</i> ad maculat. (Polling) . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>Traunsteineri</i> ad maculat. (St. Alban) . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. Reihe</i> 12 (M. M) . . . .	10	20	„ „ „
„ <i>latifolius</i> × <i>Morio</i> . .		20	„ „ „

## „Abnormformen im engeren Sinn“

<i>Orchis latifolius</i> × <i>paluster</i> . .	10, 14, 15, 18	20	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunsteineri</i> Gennachiensis . .	15	20	„ „ „
„ <i>Traunstein Russowii</i> <i>estonicus</i> KLGE. . . .		20	„ „ „
„ <i>Traunstein Sauteri</i> KLGE. . . . .		20	„ „ „

## „Abnormformen, Supraformen“

<i>Orchis maculatus</i> × <i>Gymnadenia odorat.</i> . . . .	12	36	„ „ „
„ <i>Traunst. Russowii arcuatus</i> KLGE. . . . .	11, 16		„ „ „
„ <i>Traunst. Russowii curvatus</i> KLGE. . . . .		24	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. bavarica</i> (STELLM) . . . .		28	„ „ „
„ <i>Traunst. Nylanderi</i> A. Gr. (STOTT) . . . . .		22	„ „ „
„ <i>Pseudo-Trauns. bavaricus</i> (MM.) . . . . .		40	„ „ „
„ <i>Traunst. Russowii strictus</i> KLGE. . . . .	18, 32	40	„ „ „
„ <i>Traunst. Russowii superbus</i> KLGE. . . . .	20	40	„ „ „
„ <i>Traunst. Russowii brevifolius</i> KLGE. . . . .	20	40	„ „ „



ORCHIDACEAE (continued).	n	2n	
„Abnormformen, Infracormen.“			
<i>Orchis incarnatus</i> × <i>latifolius</i> .	9	18	FUCHS & ZIEGENSPECK 1924.
„ <i>Traunst. Rusowii elongatus</i> KLGE. . . . .		16	„ „ „
„ <i>incarnatus</i> × <i>maculatus</i> (Argensee) . . . .		16	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. bavaric. ad latij.</i> . . . .	8		„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. bavaric.</i> (Polling) . . . .	8	16	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. bavaric.</i> Reihe 13 (MM) .	9, 12	18	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. bavaric.</i> Reihe 13 (MM) . .	9	18	„ „ „
„ <i>Traunst. Sauteri</i> KLGE		17	„ „ „
„ <i>Pseudo-Traunst. Gahretanus</i> . . . .		19	„ „ „
„ <i>Traunst. Nylanderi</i> A. GR. . . . .		18	„ „ „
„ <i>Drudei</i> M. SCH . . . .	7	14	„ „ „
„ <i>incarnatus</i> × <i>maculatus</i> (Argensee) . . . .	7 (6+, 7+), 8, 9, 10	16	„ „ „

## BIBLIOGRAPHY

- ABELE, K. 1923. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Piperaceen *Peperomia Verschaffeltii* Lem. und *P. metallica* L. Linden et Rodigas. Latvijas Univers Raksti Acta Univers. Latviens. Vol. 8: 371—398.
- AFZELIUS, K. 1922. — Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen Platanthera-Arten. Svensk Bot. Tids. Bd. 16, H. 3-4: 371—382.
- AFZELIUS, K. 1924. — Embryologische und zytologische Studien in Senecio und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani, Bd. 8, No. 7: 123—219.
- ARMAND, L. 1912. — Fécondation et développement de l'embryon chez les Lobeliacees. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 155: 1534—1536.
- ASPLUND, E. 1920. — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. Kgl. Svensk Vetensk. Akad. Handl. 61: 1—66.
- BALLY, W. 1912. — Chromosomenzahlen bei *Triticum*- und *Aegilops*-Arten. Ein cytologischer Beitrag zum Weizenproblem. Ber. d. D. Bot. Gesellsch., Bd. 30: 163—172.
- BANNIER, J. P. 1923. — Untersuchungen über apogame Fortpflanzung bei einigen elementaren Arten von *Erophila verna*. Rec. des Trav. Bot. Néerl. Vol. 20: 1—106.
- BATESON, W. and PELLEW, C. 1915. — On the Genetics of „Rogues” among Culinary Peas (*Pisum sativum*). Jour. of Genetics, Vol. 5: 13.
- BĚLAŘ, K. 1925. — Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. Zeitschr. f. Indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 39: 184—189.
- BELLING, J. 1921. — The Behavior of Homologous Chromosomes in a Triploid Canna. Proc. Nat. Acad. Sci., Vol. 7: 197—201.
- BELLING, J. 1924. — The Distribution of Chromosomes in the Pollen-Grains of a Triploid Hyacinth. Amer. Nat. Vol. 58: 440—446.
- BELLING, J. 1925a. — The Origin of Chromosome Mutations in *Uvularia*. Jour. of Genetics, Vol. 15, No. 3: 245—266.
- BELLING, J. 1925b. — Fracture of Chromosomes in Rye. Jour. of Heredity, Vol. 16: 360.
- BELLING, J. 1925c. — Chromosomes of Canna and of Hemerocallis. Jour. of Heredity, Vol. 16: 465—466.
- BELLING, J. 1925d. — Production of Triploid and Tetraploid Plants. Jour. of Heredity 16: 463—464.

- BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1922 — The Assortment of Chromosomes in Triploid *Daturas*. Amer. Nat., Vol. 56: 339—346.
- BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1923 — The Reduction Division in Haploid, Diploid, Triploid and Tetraploid *Daturas*. Proc. Nat. Acad. Sci., Vol. 9, No. 4: 106—111.
- BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1924a — The Distribution of Chromosomes in Tetraploid *Daturas*. Amer. Nat., Vol. 58: 60—70.
- BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1924b — The Configurations and Sizes of the Chromosomes in the Trivalents of 25-Chromosome *Daturas*. Proc. Nat. Acad. Sci., Vol. 10, No. 3: 116—120.
- BEER, R. 1912 — Studies in Spore Development II On the Structure and Division of the Nuclei in the Compositae. Ann. of Bot., Vol. 26: 705—726.
- BILLINGS, F. H. 1904 — A Study of *Tillandsia usneoides*. Bot. Gaz., Vol. 38: 99—121.
- BLACKBURN, K. 1923 — Sex Chromosomes in Plants. Nature, Vol. 112, No. 2819, p. 687—688.
- BLACKBURN, K. 1924 — The Cytological Aspects of the Determination of Sex in the Dioecious Forms of *Lychnis*. The Br. Jour. of Exptl. Biology, Vol. 1 (April).
- BLACKBURN, K. and HARRISON, J. W. HESLOP. 1921 — The Status of the British Rose Forms as Determined by their Cytological Behaviour. Ann. of Bot., Vol. 30, No. 138.
- BLACKBURN, K. and HARRISON, J. W. H. 1924a — A Preliminary Account of the Chromosomes and Chromosome Behaviour in the *Salicaceae*. Ann. of Bot., Vol. 38, No. 150.
- BLACKBURN, K. and HARRISON, J. W. H. 1924b — Genetical and Cytological Studies in Hybrid Roses. I The Origin of a Fertile Hexaploid Form in the *Pimpinellifoliae-Villosae* Crosses. The Br. Jour. of Exptl. Biology, Vol. 1. (July).
- BLAKESLEE, A. F. 1921 — Types of Mutation and their Possible Significance in Evolution. Amer. Nat., Vol. 55: 254—267.
- BLAKESLEE, A. F. 1924 — Distinction Between Primary and Secondary Chromosomal Mutants in *Datura*. Proc. Nat. Acad. Sci., Vol. 10, No. 3, 109—116.
- BLAKESLEE, A. F., BELLING, J. and FARNHAM, M. E. 1920. — Chromosomal Duplication and Mendelian Phenomena in *Datura* Mutants. Science, n. s. Vol. 52, 388—390.
- BLAKESLEE, A. F., BELLING, J., FARNHAM, M. E., and BERGNER, A. D. 1922. — A Haploid Mutant in the Jimson Weed *Datura Stramonium*. Science, n. s., Vol. 55, 646—647.
- BLAKESLEE, A. F. and BELLING, J. 1924a. — Chromosomal Mutations in the Jimson Weed *Datura Stramonium*. Jour. of Heredity, Vol. 15, 194—206.
- BLAKESLEE, A. F. and BELLING, J. 1924b. — Chromosomal Chimeras in the Jimson Weed. Science, n. s. Vol. 60: 19—20.
- BLEIER, H. 1925a. — Chromosomenzahlen und Kernvolumina in der Gattung *Trifolium*. Ber. d. D. Bot. Gesel., Bd. 43: 236—238.

- BLEIER, H. 1925b. — Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46: 604—636
- BOEDIJN, K. 1920. — Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex*. Zeitschr. f. Indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 24: 71—76
- BOEDIJN, K. 1924a. — Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*. Zeitschr. f. Indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 32, H. 4: 354—362.
- BOEDIJN, K. 1924b. — Die typische und heterotypische Kerntheilung der *Oenotheren*. Zeitschr. f. Zellen-u. Gewebe. 1: 265—277.
- BOEDIJN, K. 1925. — Mehrfache Chromosom-Verdoppelungen bei *Oenothera Lamarckiana*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 18: 161—191.
- V. BOENICKE, L. 1911. — Zur Kenntniss der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29: 59
- BONNEVIE, K. 1908. — Chromosomenstudien I Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphura*. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1: 450—514
- BÖÖS, G. 1924. — Neue embryologische Studien über *Alchemilla arvensis* (L.) Scop. Bot. Not. Lund, H. 3: 209—250.
- BORGESIAM, E. 1922. — Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. Arkiv f. Botanik, Bd. 17: 1—27 1 pl.
- BREMER, G. 1923. — A Cytological Investigation of Some Species and Species-Hybrids within the Genus *Saccharum*. Genetica 5: 97—148 and 274—376
- BREMER, G. 1924. — The Cytology of the Sugarcane Part II. Genetica 6: 498—525.
- BREMER, G. 1925. — The Cytology of the Sugarcane Third Contribution. Genetica 7: 293—322
- CAMPIN, M. G. 1925. — A Cytological Study of Pollen Development in *Nolana*. The New Phytologist, Vol. 24: 17—23 2 Pls
- VAN CAMP, G. M. 1924. — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique (*Clivia mimata* REG.) La Cellule, T. 34: 7—10.
- CANNON, W. A. 1903. — Studies in Plant Hybrids: The Spermatogenesis of Hybrid Peas (*Pisum*) Bull. Torrey Bot. Club. Vol. 30, 519—543.
- CARDIFF, J. D. 1906. — A Study of Synapsis and Reduction. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 33: 271—306
- CASLETTER, E. F. 1925. — Studies on the Comparative Cytology of the Annual and Biennial Varieties of *Melilotus alba*. Amer. Jour. Bot. Vol. 12: 270—286. 3 Pls.
- CLAUSEN, J. 1921. — Studies on the Collective Species *Viola tricolor* L. Bot. Tids., Vol. 37, 205—221. Copenhagen.
- CLAUSEN, J. 1922. — Studies on the Collective Species *Viola tricolor* L. II. Bot. Tids. Udgivet af Dansk. Bot. Forening (Copenhagen). Vol. 37, 363—416.

- CLAUSEN, J. 1924. — Increase of Chromosome Numbers in *Viola* Experimentally Induced by Crossing. *Hereditas*, Bd. 5, 29—32.
- CLAUSEN, R. E. and MANN, M. C. 1925. — Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. The Occurrence of Haploid Plants in Interspecific Progenies. *Proc. Nat. Acad. Sc.*
- CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED. 1925. — Interspecific Hybridization in *Nicotiana*. II. A Tetraploid glutinosa-*Tabacum* Hybrid, an Experimental Verification of Winge's Hypothesis. *Genetics*, Vol. 10, 278—284.
- CLELAND, R. 1922. — The Reduction Divisions in the Pollen Mother Cells of *Oenothera Franciscana*. *Amer. Jour. of Bot.*, Vol. 9, 391—413.
- CLELAND, R. 1923. — Chromosome Arrangements During Meiosis in Certain *Oenotheras*. *Amer. Nat.*, Vol. 57, 562—566.
- CLELAND, R. 1924. — Meiosis in Pollen Mother Cells of *Oenothera Franciscana sulfurea*. *Bot. Gaz.*, Vol. 77: 149—170, 2 Pls.
- CLELAND, R. 1925. — Chromosome Behavior During Meiosis in the Pollen mother Cells of Certain *Oenotheras*. *Amer. Nat.*, Vol. 59 475—479.
- COLLINS, J. L. and MANN, M. C. 1923. — Interspecific Hybrids in *Crepis*. II. A. Preliminary Report on the Results of Hybridizing *Crepis setosa* HALL with *C. capillaris* (L.) WALLR. and with *C. biennis* L. *Genetics*, Vol. 8, No. 3 212—232.
- DARLING, C. A. 1923. — Chromosome Behavior in *Acer plantanoides* L. *Amer. Jour. of Bot.*, Vol. 10, 450—457. 2 Pls.
- DASTUR, R. H. 1921. — Notes on the Development of the Ovule, Embryosac and Embryo of *Hydnora africana* THUNB. *Transact. Roy. Soc. of S. Africa*, 10: 27—31.
- DAVIS, B. M. 1909. — Cytological Studies in *Oenothera*. I. Pollen Development of *Oenothera grandiflora*. *Ann. of Bot.*, Vol. 23: 551—571.
- DAVIS, B. M. 1910. — Cytological Studies of *Oenothera*. II. The Reduction Divisions of *Oenothera biennis*. *Ann. of Bot.*, Vol. 24: 631—651.
- DAVENPORT, C. B. 1922—1923. — Interchromosomal Mutation. Report of Dep't of Genetics, Carnegie Inst. Wash. Year Book No. 22: 87—96.
- DENHAM, H. J. 1924. — The Cytology of the Cotton Plant. Chromosome Numbers of Old and New World Cottons. *The Jour. of the Textile Inst.*, Vol. 15: 1496—1500. Also *Ann. Bot.* (1924) Vol. 38 407—438.
- DIGBY, L. 1910. — Nuclear Divisions of *Galtonia candicans*. *Ann. Bot.*, Vol. 24: 727—754.
- DIGBY, L. 1914. — A Critical Study of the Cytology of *Crepis virens*. *Archiv. f. Zellforsch.*, Bd. 12. 97—145.
- DORSEY, E. 1925. — Cytological Studies of the Maturation Divisions in Cereal Hybrids. Abstract of a Thesis Presented to the Faculty of the Graduate School of Cornell University for the Degree of Doctor of Philosophy.
- EAST, E. M. 1915. — The Chromosome View of Heredity and Its Meaning to Plant Breeders. *Amer. Nat.*, Vol. 49: 457—494.

- EKSTRAND, H. 1918. — Zur Zytologie and Embryologie der Gattung *Plantago* (V. M.). Svensk. Bot. Tidskr. Bd. 12: 202—206.
- EMERSON, S. H. 1924. — The Absence of Chromosome Pairing During Meiosis in *Oenothera biennis*. Mich. Acad. of Science, Arts and Letters, IV.
- EMME, H. 1925. — Beiträge zur Cytologie der Gersten I. Karyotypen der Gersten. Zeitschr. f. Indukt. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 37: 229—236.
- ENGLER and GILG — Sylabus der Pflanzen-Familien. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- ERITH, A. G. 1924. — White Clover (*Trifolium repens* L.). A Monograph. Duckworth & Co., London.
- ERNST, A. 1901. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora, Bd. 88: 37—77. Pls. 4—8.
- FARR, C. H. 1922 — The Meiotic Cytokinesis of *Nelumbo*. Amer. Jour. Bot., Vol. 9: 296—306. 1 Pl
- FERRAND, M. 1923. — Note sur la Caryocinèse de *Secale cereale* et sur une cause d'erreur dans la numération de ses Chromosomes. Bull. Roy. Soc. Bot. Belg. 55: 186—189.
- FINN, W. W. 1925 — Male Cells in Angiosperms. I. Spermatogenesis and Fertilization in *Asclepias Cornuti*. Bot. Gaz. 80: 1—25. 3 Pls.
- FISK, E. L. 1925 — The Chromosomes of *Zea Mays*. Proc. Nat'l. Acad. Sciences, Vol. 2: 352—356.
- FRANCK, W. J. 1911. — Somatische Kern- und Zellteilung und microsporogenese bij het suikerriet. Diss. Delft., 184 pp
- FROST, H. B. 1925a — The Chromosomes of Citrus. Jour. Wash. Acad. Sciences, Vol. 15, No. 1
- FROST, H. B. 1925b. — Tetraploidy in Citrus. Proc. Nat'l. Acad. Sci., Vol. 11: 535—537
- FUCHS, A. und ZIEGENSPECK, H. 1924. — Aus der Monographie des Orchis Traunsteineri SAUT. IV Chromosomen einiger Orchideen. Bot. Arch. Bd. 5: 457—470.
- GAGER, C. S. 1902. — The Development of the Pollinium and Spermcells in *Asclepias Cornuti*. Ann. Bot., Vol. 16: 123—148.
- GATES, R. R. 1908. — Further Studies on the Chromosomes of *Oenothera*. Science, n. s., Vol. 27: 335.
- GATES, R. R. 1909. — Further Studies of *Oenothera* Cytology. Science, n. s., Vol. 29: 269.
- GATES, R. R. 1912. — Somatic Mitoses in *Oenothera*. Ann. Bot., Vol. 26: 993—1010.
- GATES, R. R. 1913. — Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. Biol. Centralbl. Bd. 33: 92—99, 113—150.

- GATES, R. R. 1923a. — The Trisomic Mutations of *Oenothera*. Ann. Bot. Vol. 37: 543—564 1 Pl.
- GATES, R. R. 1923b. — The Chromosomes of a Triploid *Oenothera* Hybrid. Ann. Bot. 37: 565—569. 1 Pl
- GATES, R. R. and THOMAS, N. 1914. — A Cytological Study of *Oenothera* mut. *lata* and *Oenothera* mut. *semilata* in Relation to Mutation. Quart. Jour. Microsc. Science, Vol. 59: 523—571.
- GATES, R. R. and REES, E. M. 1921. — A Cytological Study of Pollen Development in *Lactuca*. Ann. Bot., Vol. 35: 365—398.
- GOLDSCHMIDT, R. 1913. — Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die Doppeltreciproken Bastarde von DE VRIES. Archiv. f. Zellforsch., Bd. 9: 331—344.
- GOODSPEED, T. H. 1923. — A Preliminary Note on the Cytology of *Nicotiana* Species and Hybrids. Svensk. Bot. Tids., Bd. 17: 472—478.
- GOTOH, K. 1924. — Ueber die Chromosomenzahl von *Secale cereale* L. Bot. Mag. (Tokyo) Vol. 38: 135—152
- GUIGNARD, L. 1885. — Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 6, T. 20: p. 310.
- GUIGNARD, L. 1889. — Etude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. Bull. Soc. Bot. de France, T. 36: 100—148. 4 Pls
- GUIGNARD, L. 1891. — Nouvelles études sur la fécondation. Ann. Soc. Nat. Sér. VII, Bot., T. 14: 163—296. 10 Pls
- GUIGNARD, L. 1900. — L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. Sc. nat. Sér. VIII, Bot., T. 11: 365—387. Pls 9—11.
- HABERLANDT, G. 1922. — Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitz. Ber. Preuss. Ak. Wiss., Phys. Math.-Klasse, Bd. 25: 386—406. 1 Pl.
- HÅKANSSON, A. 1924a. — Beiträge zur Zytologie eines *Epilobium*-Bastardes. Bot. Not., H. 3: 269—278.
- HÅKANSSON, A. 1924b. — Über die Chromosomenzahl einiger *Oenothera gigantea*-Pflanzen. Hereditas, Bd. 5: 93—96.
- HÅKANSSON, A. 1925. — Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. Hereditas, Bd. 6: 257—274.
- HANCE, T. 1918. — Variations in the Number of Somatic Chromosomes in *Oenothera scintillans* de VRIES. Genetics, Vol. 3: 225—275.
- HARRISON, J. W. H. 1926. — Heterochromosomes and Polyploidy. Nature, Vol. 117, No. 2932: 50.
- HEILBORN, O. 1918. — Zur Embryologie und Zytologie einiger *Carex*-Arten. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 12: 212—220.
- HEILBORN, O. 1922a. — Notes on the Cytology of *Ananas sativus* LINDL. and the Origin of Its Parthenocarpy. Arkiv. f. Bot., Bd. 17: 1—7.
- HEILBORN, O. 1922b. — Taxonomical and Cytological Studies on Cultivated Ecuadorian Species of *Carica*. Arkiv. f. Bot., Bd. 17: 1—16.

- HEILBORN, O. 1922c. — Die Chromosomenzahlen Der Gattung *Carex*. (Vorläufige Mitteilung). Svensk. Bot. Tids. Bd. 16: 271—274.
- HEILBORN, O. 1924. — Chromosome Numbers and Dimensions, Species-Formation and Phylogeny in the Genus *Carex*. Hereditas, Bd. 5: 130—213.
- HEITZ, E. 1925a. — Unregelmässigkeiten bei der Reduktionsteilung von *Melandryum album*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 43: 77—80.
- HEITZ, E. 1925b. — Beitrag zur Cytologie von *Melandryum*. Arch. f. wiss. Bot. 1: 241—259 1 Pl.
- HIRATA, K. 1924. — Sex Reversal in Hemp (A Preliminary Report). Jour. Agric. Forest. Soc. Sapporo, Vol. 16: 57—60
- HOLMBREN, J. 1913. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. Svensk Bot. Tids., Vol. 7: 58—77
- HUS, H. T. 1904. — Spindle Formation in the Pollen-Mother-Cells of *Cassia tomentosa* L. Proc. Cal. Acad. Sc. II, T. 1: 329.
- HUSKINS, C. 1. 1925. — Chromosomes in *Avena*. Nature, Vol. 115: 677—678
- JÖRGENSEN, C. A. 1923. — Studies on Callitrichaceae. Dansk Bot. Tids. Bd. 38: 81—116
- ISHIKAWA, M. 1916. — A list of the Number of Chromosomes. Bot. Mag., Tokyo, Vol. 30: 404—448
- ISHIKAWA, M. 1921. — On the Chromosomes of *Lactuca*. Bot. Mag. (Tokyo), Vol. 35: 130 (From resumé, p. 153).
- JUEL, H. O. 1905. — Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen *Cucurbitaceen*. K. Svensk Vetensk. Akad. Handl., Bd. 39, Nr. 4: 21 pp
- JUEL, H. O. 1907. — Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsal., Ser. IV, Vol. 1. 1—41.
- KARPECHENKO, G. D. 1922—23. — The Number and the Genetic Correlation of Cultivated Cruciferae. Bull. Applied Bot. and Plant Breeding, Vol. 13: 1—14.
- KARPECHENKO, G. D. 1924. — Hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Jour. of Genetics, Vol. 14: 375—395. 2 Pls.
- KARPECHENKO, G. D. 1925a. — Karyologische Studien über die Gattung *Trifolium* L. Bull. Appl. Bot. and Plant Breeding, (Russian) Vol. 14, No. 1: 271—279. (German abstract p. 279).
- KARPECHENKO, G. D. 1925b. — On the Chromosomes of Phaseolinae. Bull. Appl. Bot. and Plant Breeding, Vol. 14, no. 2: 143—148; Summary p. 147—148.
- KEMP, H. P. 1910. — On the Question of the Occurrence of „Heterotypical Reduction” in Somatic Cells. Ann. Bot. Vol. 24: 775—803. 2 Pls.
- KIESSELBACH, T. A. and PETERSEN, N. F. 1925. — The Chromosome Number of Maize. Genetics, Vol. 10: 80—85.
- KIHARA, H. 1919a. — Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung I. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 33: 17—38.
- KIHARA, H. 1919b. — Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten.



- Mitteilung II. Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse unter Avena-Arten. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 33: 94—97.
- KIHARA, H. 1921. — Ueber cytologische Studien bei einzigen Getreidearten. Mitteilung III. Ueber die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 35—36: 20—43
- KIHARA, H. 1924 — Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Memoirs of the College of Science, 1:1 —200. 5 Pls.
- KIHARA, H. 1925a. — Weitere Untersuchungen über die pentaploiden Triticum-Bastarde I. Nat'l Res. Council of Japan, Vol. II (Tokyo): 299—304.
- KIHARA, H. 1925b. — Chromosomes of *Rumex acetosella* L. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 39: (353)
- KIHARA, H. and ONO, T. 1924a — Cytological Studies on *Rumex* L. I Chromosomes of *Rumex Acetosa* L. Nat'l Res. Council of Japan, Jap. Jour. Bot., Trans. and Abst., Vol. 2 10—11 (Abstract of article in Bot. Mag. Tokyo, vol. 37: 84—90 (1923))
- KIHARA, H. and ONO, T. 1924b — Cytological Studies on *Rumex* L. II On the Relation of Chromosome Number and Sexes in *Rumex Acetosa* L. — Nat'l Res. Council of Japan, Trans. and Abst., Vol. 2 11
- KIHARA, H. and ONO, T. 1925. — The Sex Chromosomes of *Rumex Acetosa* Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 39. 184—189
- KOJIMA, H. 1925. — On the Meiosis and the Chromosome Numbers in Different Races of *Solanum Melongena* L. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 39 (119)—(123).
- KUWADA, Y. 1910 — A Cytological Study of *Oryza sativa* L. Bot. Mag. Tokyo, 24 267—281. Pl. 8
- KUWADA, Y. 1911 — Meiosis in the Pollen Mother Cells of *Zea Mays* L. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 25. 163—181
- KUWADA, Y. 1915 — Ueber die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Bot. Mag. Tokyo Vol. 29 83—89
- KUWADA, Y. 1919 — Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Jour. College of Science, Imp. Univ. Tokyo, Vol. 39. 1—148
- KUWADA, Y. 1925 — On the Number of Chromosomes in Maize. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 39: 227—234
- LAIBACH, F. 1907. — Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 22, 1. Abt. 191—210.
- LAND, W. J. G. 1900. — Double Fertilization in Compositae. Bot. Gaz., Vol. 30: 252—260
- LANGLET, O. T. J. 1925 — On the Embryology of *Adenostylis*. Svensk Bot. Tidsk. 19: 215—231
- LATTER, J. 1925 — A Preliminary Note on the Pollen Development of *Lathyrus odoratus*. Br. Jour. Exp'l. Biol., Vol. 2: 199—210.

## BIBLIOGRAPHY

- LESLEY, M. M. 1925. — Chromosomal Chimeras in the Tomato. *Amer. Nat.*, Vol. 59: 570—574
- LESLEY, J. W. and MANN, M. 1925. — Triploidy in the Tomato. *Science*, Vol. 61: 208.
- LIEHR, O. 1916. — Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz.*, Bd. 13: 135—218.
- DE LITARDIÈRE, R. 1921. — Remarque au sujet de quelques processus chromosomiques dans les noyaux du *Podophyllum peltatum* L. *C. R. Ac. Sc. Paris* 172: 1066—1068.
- DE LITARDIÈRE, R. 1925. — Sur l'existence de figures diploïdes dans le meristème radiculaire du *Cannabis sativa* L. *La Cellule*, T. 35: 21—25.
- LJUNGDAHL, H. 1922. — Zur Zytologie Der Gattung Papaver. *Svensk. Bot. Tids.*, Bd. 16: 103—114.
- LJUNGDAHL, H. 1924. — Ueber die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei Papaver-Hybriden. *Svensk. Bot. Tids.*, Bd. 18: 279—291.
- LONGLEY, A. E. 1924a. — Cytological Studies in the Genus *Rubus*. *Amer. Jour. Bot.*, Vol. 11: 249—282. 5 Pls.
- LONGLEY, 1924b. — Cytological Studies in the Genus *Crataegus*. *Amer. Jour. Bot.*, Vol. 11: 295—317. 3 Pls.
- LONGLEY, A. E. 1924c. — Chromosomes in Maize and Maize Relatives. *Jour. of Agr. Res.*, Vol. 28: 674—681. 3 Pls.
- LONGLEY, A. E. 1925. — Polycarpy, Polyspory and Polyploidy in Citrus and Citrus Relatives. *Jour. Wash. Acad. Sci.*, Vol. 15: 347—552.
- LONGLEY, A. E. and DARROW, G. M. 1924. — Cytological Studies of Diploid and Polyploid Forms in Raspberries. *Jour. of Agr. Res.* Vol. 27: 737—748. 3 Pls.
- LUNDEGARDH, H. 1912. — Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz.*, Bd. 11: 373—542.
- LUTMAN, B. F. 1925. — Senescence and Rejuvenescence in the Cells of the Potato Plant. *Vt. Agr. Exp. Sta. Bull.* 252: 1—76. 12 Pls.
- LUTZ, A. M. 1908. — Chromosomes of the Somatic Cells of the *Oenotheras*. *Science*, n. s., Vol. 27: 335.
- LUTZ, A. M., 1912. — Triploid Mutants in *Oenothera*. *Biol. Centralbl.*, Bd. 32: 385—435.
- LUTZ, A. M. 1917. — Fifteen- and Sixteen-Chromosome *Oenothera* Mutants. *Amer. Jour. Bot.*, Vol. 4: 51—111.
- MACAVOY, B. 1913. — The Reduction Division in the Microsporocytes of *Oenothera biennis*. *Ohio Nat.*, Vol. 14: 189—194.
- MALTE, M. 1908. — Om Cellkarnans byggnad hos Euphorbiaceerna. *Bot. Not. Lund.* p. 75—87.

- MALTE, M. 1910 -- Embryologische und cytologische Untersuchungen über *Mercurialis annua* Dissert. Lund.
- MANN, M. 1922 -- Cited from Report of the College of Agr., Univ. of California, July 1, 1921. — June 30, 1922.
- MANN, M. 1925. — Chromosome Number and Individuality in the Genus *Crepis*. I. A Comparative Study of the Chromosome Number and Dimensions of Nineteen Species Univ. of Calif. Pub. in Agr. Sciences, Vol. 2: 297—314. 1 Pl.
- MARCHAL, E. 1920 — Recherches sur les Variations numériques des Chromosomes dans la série végétale Acad. Roy. de Belgique, Classe des Sciences, Mémoires Serie 2, T. IV, collection in-8°, 108 pp., 4 Pls
- MARTIN, J. N. 1914 — Comparative Morphology of Some Leguminosae. Bot. Gaz. Vol 58: 154—167
- MARTINS MANO, TH. 1905 — Nucléole et chromosomes dans le méristème racinaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. La Cellule, Vol. 22: 57—77
- MCPHREE, H. C. 1924. — Meiotic Cytokinesis of *Cannabis*. Bot. Gaz. Vol 78: 335—341. 3 Pls
- MERRIMAN, M. L. 1904. — Vegetative Cell Division in *Allium*. Bot. Gaz. Vol. 37: 178-- 207, 3 Pls
- MEURMAN, O. 1925 -- The Chromosome Behaviour of Some Dioecious Plants and Their Relatives with Special Reference to the Sex Chromosomes. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol., Tom. II, 1-- 105
- VON MEYER, J. 1915 — Die Crataegomespili von Bronvaux. Zeitschr. f. Indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 13: 293-- 333
- MICHAELIS, P. 1925. -- Zur Cytologie und Embryoentwicklung von *Epilobium*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 43. 61—67. 1 Pl.
- MIYAKE, K. 1905 — Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42: 83—120.
- MOL, W. E. de, 1921a. -- De l'existence de variétés hétéroplôides de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Arch. Néerl. des Sciences exact. et nat. publ. par la Soc. Holl. des Sciences à Harlem, Sér. IIIB (Sciences naturelles), Tome IV, 1ère Livraison.
- MOL, W. E. DE 1921b. — Over den invloed van kultuuromstandigheden op habitus en partiele steriliteit der pollenkorrels van *Hyacinthus orientalis*. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. te Amsterdam, Deel XXIX. (English: On the Influence of Circumstances of culture on the habitus and partial sterility of the pollengrains of *Hyacinthus orientalis*. Proceedings Vol. XXIII).
- MOL, W. E. DE, 1921c. — Over het ontstaan van hypo-triploïde dwerghyacinthen uit triploïde Hollandse variëteiten door somatische variatie. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. te Amsterdam, Deel XXX. (English: On Hypo-triploid Dwarf-hyacinths derived from Triploid Dutch Varieties through Somatic Variation. Proceedings, Vol. XXIV)

- MOL, W. E. DE, 1922. — Het verdwijnen der diploïde en triploïde magnicoronate narcissen uit de groote cultures en het er voor in de plaats treden van tetraploïde vormen. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. te Amsterdam, Deel XXXI. (English: The disappearance of the diploid and triploid magnicoronate narcissi from the larger cultures and the appearance in their place of tetraploid forms. Proceedings, Vol. XXV).
- MOL, W. E. DE, 1923a. — Die Veredelung der holländischen varietäten von *Hyacinthus orientalis* L und damit im Zusammenhang einige Ergebnisse über Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei diploiden und heteroploiden Formen dieser Pflanzenart. *Studia Mendeliana*, Brünn
- MOL, W. E. DE, 1923b. — Duplication of Generative Nuclei by Means of Physiological Stimuli and its Significance. *Genetica*, Deel V.
- MOL, W. E. DE, 1925. — Het celkundig-erfelijk onderzoek in dienst gesteld van de veredeling der Hyacinten, Narcissen en Tulpen. (English Summary). *Genetica* VII: 111—118. (The Application of Cytological and Hereditary Research to the Improvement of Varieties of Hyacinths, Narcissi and Tulips).
- MOTTIER, D. 1907. — The Development of the Heterotypic Chromosomes in Pollen Mother-Cells. *Ann. of Bot.*, Vol. 21: 309.
- MULLER, C. L. 1912. — Kernstudien an Pflanzen I u. II. *Archiv. f. Zellforsch.* Bd. 8. 1—51.
- MURBECK, S. 1901. — Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. *Lund's Univ. Arskrift.*, T. 36: 46.
- NAKAO, M. 1911. — Cytological Studies on the Nuclear Division of the Pollen Mother-Cells of Some Cereals and Their Hybrids. *Jour. Coll. Agr., Tohoku Imp. Univ. Sapporo*, Vol. 4: 173—190.
- NAKATOMI, S. 1924. — On the Differences of Chromosomes in Various Races and Mutants of Rice-Plant. *Jap. Jour. Bot., Trans. and Absts.*, Vol. 2: 29. Tokyo. (Author's Abst. of article in *Jap. Jour. Genetics*, Vol. 2: (107)—(115), 1923).
- NAWASCHIN, N. 1925. — Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. *Z. f. Zellforschung u. mikr. Anatomie*, Bd. 2: 98—111.
- NĚMEC, B. 1898. — Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. *Sitz.-Ber. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. naturw. Kl.*, Nr. 4, 10 pp.
- NĚMEC, B. 1899. — Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. *Flora*, Bd. 86: 214—227.
- NĚMEC, B. 1903a. — Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, II. *Sitz.-Ber. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl.*, Sep. 9 pp.
- NĚMEC, B. 1903b. — Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, III. *Sitz.-Ber. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math. nat. Kl.*, Sep. 11 pp.
- NĚMEC, B. 1904. — Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. *PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 39: 645—730.

- NĚMEC, B. 1910. — Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. 532 pp. Berlin.
- NEWTON, W. C. F. 1924. — Studies on Somatic Chromosomes. I. Pairing and Segmentation in *Galtonia*. Ann. Bot., Vol. 38: 197—206. 1 Pl.
- NIELSEN, N. 1924. — Chromosome Numbers in the Genus *Hypericum*. Hereditas, Bd. 5: 378—382.
- NIKOLAEWA, A. 1922a. — Zur Cytologie der *Triticum*-arten. Zeitschr f Indukt. Abst.- u Vererb -Lehre., Vol 29: 208—209 (Original article in Russian in. Verhandlungen des Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow, 1920).
- NIKOLAEWA, A. 1922b. — Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung *Avena*. Zeitschr f Indukt Abst - u Vererb -Lehre, Vol. 29: 209—210.
- OEHM, G. 1923. — Studien über Riesen und Zwergformen einheimischer Pflanzen: *Hedera*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 40: 237—294.
- OHGA, I. and SINOTO, Y. 1924. — Cytological Studies on *Sciaphila japonica* MAK. I. On Chromosomes. Bot. Mag., Tokyo, Vol. 38: 202—207.
- OSAWA, U. 1912. — Cytological and Experimental Studies in *Citrus*. Imp. Univ. Tokyo. Coll. Agr. Jour., Vol. 4. 83—116. 5 Pls.
- O'NEAL, C. E. 1920. — Microsporogenesis in *Datura Stramonium*. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 47: 231—241. Pls. 8—9.
- OSTERWALDER, A. 1898. — Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora, Bd. 85: 254—292.
- VAN OVEREEM, C. 1921. — Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 38: 73—113. 6 Pls.
- VAN OVEREEM, C. 1922. — Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 39: 1—80. 16 Pls.
- OVERTON, E. 1893a. — Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich, Bd. 38: 169—186.
- OVERTON, E. 1893b. — On the Reduction of the Chromosomes in the Nuclei of Plants. Ann. Bot. Vol. 7: 139—143.
- OVERTON, E. 1894. — Die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., T. IV.
- OVERTON, J. B. 1905. — Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. Wiss. Bot., T. 42: 121.
- OVERTON, J. B. 1922. — The Organization of the Nuclei in the Root-Tips of *Podophyllum peltatum*. Trans. Wisconsin Acad. Science, Arts & Letters, Vol. 20.
- PENLAND, C. W. T. 1923. — Cytological Behavior in *Rosa*. Bot. Gaz. Vol. 76: 403—412.
- PETER, J. 1920. — Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. COHN'S Beitr. z. Biolog. d. Pflanz. Bd. 14: 59—86.
- PISEK, A. 1923. — Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*). Jahrb. f. Wiss. Bot., Vol. 62: 1—19.

- PÍSEK, A. 1924. — Antherenentwicklung und meiotische Teilung bei der Wacholdermistel (*Arceuthobium oxycedri* D. C. M. B.); Antherenbau und Chromosomenzahlen von *Loranthus europaeus* Jacq. Sitzb. Akad. d. Wiss. Wien, Math. Naturw. Klasse, Abt. I. Bd. 133: 1—17. 1 Pl.
- PLEIJEL, C. 1925. — Skandnaviens samkonade Valeriana-former. Acta. Horti Bergiani, Vol. 8: 71—87.
- REED, H. S. 1914. — The Nature of the Double Spireme in *Allium Cepa*. Ann. of Bot. Vol. 28: 271—281.
- RENNER, O. 1914. — Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora, Bd. 107: 115—150.
- ROSENBERG, O. 1909a. — Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk. Bot. Tids., Bd. 3: 64—77.
- ROSENBERG, O. 1909b. — Ueber die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Svensk Bot. Tids. Bd. 3: H. 2: 150—162.
- ROSENBERG, O. 1918. — Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arch. f. Bot., Vol. 15: 1—16.
- ROSENBERG, O. 1920. — Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. Svensk Bot. Tids., Bd. 14: 319—326.
- ROTH, F. 1906. — Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. (Diss. Bonn.) Verh. Naturw. Vereins Rheinl. u. Westfal. Jahrg. 63: 327—360.
- RUYS, J. D. 1925a. — Contribution à l'histoire du développement des Melastomatacées. Ann. Jard. Bot. Buitenz. Vol. 34: 65—80. 3 Pls.
- RUYS, J. D. 1925b. — Énumération des plantes phanérogames angiospermes examinées au point de vue de la karyologie. Ann. Jard. Bot. Buitenz. Vol. 34: 81—187.
- SAKAMURA, T. 1918. — Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Tokyo., Vol. 32: 151—154.
- SAKAMURA, T. 1920. — Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Jour. Coll. of Sc., Imp. Univers. Tokyo, Vol. 39: Art. II, pp. 221. 7 Pls.
- SANTOS, J. K. 1923. — Differentiation among Chromosomes in *Elodea*. Bot. Gaz. Vol. 75: 42—59.
- SANTOS, J. K. 1924. — Determination of Sex in *Elodea*. Bot. Gaz. Vol. 77: 353—376. 6 Pls.
- SAX, K. 1918. The Behavior of the Chromosomes in Fertilization. Genetics, Vol. 3: 309—337.
- SAX, K. 1921. — Sterility in Wheat Hybrids. I. Sterility Relationships and Endosperm Development. Genetics, Vol. 6: 399—416.
- SAX, K. 1912. — Sterility in Wheat Hybrids. II. Chromosome Behavior in Partially Sterile Hybrids. Genetics, Vol. 7: 513—552. 3 Pls.
- SAX, K. 1923. — The Relation between Chromosome Number, Morphological

- Characters and Rust Resistance in Segregates of Partially Sterile Wheat Hybrids *Genetics*, Vol. 8: 301—321
- SAX, K. and GAINES, E. F. 1924 — A Genetic and Cytological Study of Certain Hybrids of Wheat Species. *Jour. of Agric. Res.*, Vol. 28: 1017—1032.
- SAX, K. and SAX, H. J. 1924. — Chromosome Behavior in a Genus Cross. *Genetics*, Vol. 9: 454—464.
- SAXTON, W. T. 1907. — On the Development of the Ovule and Embryosac in *Cassia tomentosa* LAMB. *Transact. South Afr. Phil. Soc.*, Vol. 18: 1—5.
- SCHAFFNER, J. H. 1898 — Karyokinesis in the root-tips of *Allium Cepa*. *Bot. Gaz.*, Vol. 26: 225—238
- SCHNARF, K. 1922. — Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen III. *Oestr. Bot. Zeitschr.*, Bd. 71.
- SCHNIEWIND-THIES, J. 1901 — Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen 34 pp., 5 Pls. Jena
- SCHÜRHOFF, P. 1919 — Über die Teilung des generativen Kernes vor der Keimung des Pollenkorns *Archiv f. Zellforsch.*, Bd. 15. 145—159 6 Pls.
- SCHÜRHOFF, P. 1922 — Zur Apogamie von *Calycanthus*. *Flora* Bd. 116: 73—84 1 Pl
- SCHÜRHOFF, P. 1925a — Zur Zytologie von *Saxifraga*. *Jahr. Wiss. Bot.* Vol. 64: 443—449 1 Pl.
- SCHÜRHOFF, P. 1925b — Zur Zytologie von *Melandryum*-Zwittern. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, Bd. 43: 450—454.
- SCHWARZENBACH, F. 1922 — Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) CRANTZ unter der Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art. *Flora* 115 393—514. 3 Pls
- SCHWEMMLE, J. 1924 — Zur Kenntnis der Reziproken Bastarde Zwischen *Epilobium parviflorum* und *roseum*. *Zeitschr. f. Indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre*, Vol. 34: 145—185.
- SEARS, P. B. 1922 — Variations in Cytology and Gross Morphology of *Taraxacum*. *Bot. Gaz.* Vol. 73: 308—323. 2 Pls.
- SHIMOTOMAI, N. 1925 — A Karyological Study of *Brassica* L. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 39. 122—127
- SINOTO, Y. 1924 — On Chromosome Behavior and Sex Determination in *Rumex Acetosella* L. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 38: 153—161.
- SINOTO, Y. 1925a — Notes on the Histology of a Giant and an Ordinary Form of *Plantago*. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 39: 159—166
- SINOTO, Y. 1925b. — On *Raphanus acanthiformis*, var. *gigantissimus* NAKAI. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 39: (324)
- SMALL, J. 1919. — The Origin and Development of the Compositae. XII. Miscellaneous Topics. *New Phytol.* Vol. 18: 129—176.
- SOROKINE, H. 1924. — The Satellites of the Somatic Mitoses in *Ranunculus acris*

- L. Pub. de la Faculté des Sciences de l'Université Charles. Cisló 13: 1—15, 2 Pls.
- STENAR, H. 1925. — Embryologische und zytologische Studien über *Limanthes Douglasii*. R. Br. Svensk. Bot. Tidskr. 19: 133—152.
- STENAR, H. A: S: SON, 1925. — Embryologische Studien. I & II. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllideen. Akad. Abhand. Uppsala
- STEVENS, W. C. 1898. — The Behavior of kinoplasm and Nucleolus in the Division of the Pollen-Mother-Cells of *Asclepias Cornuti*. Kans. Univ. Quart. Bull. Vol. 7: 77-85.
- STEVENS, N. E. 1912. — Observations on Heterostylous Plants. Bot. Gaz. Vol. 53: 277—308.
- STOLZE, K. V. 1925 — Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichsten Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl und Chromosomengröße im Pflanzenreich. Bibliotheca Genetica VIII: 1—71
- STOMPS, T. J. 1910. — Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea* Biol. Centralbl. Bd. 31: 257—309
- STOMPS, T. J. 1912 — Die Entstehung von *Oenothera gigas* de VRIES. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 30: 406—416.
- STOMPS, T. J. 1916. — Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. Biol. Centralbl. Bd. 36: 129—160.
- STRASBURGER, E. 1882. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv. f. mikrosk. Anat. Bd. 21: 476—590. Pls. 25—27.
- STRASBURGER, E. 1901. — Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei *Asclepias*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 19: 450—461.
- STRASBURGER, E. 1904a. — Ueber Reduktionsteilung. Sitzber. K. Akad. Wiss. Berlin. p. 587—614.
- STRASBURGER, E. 1904b. — Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 41: 88—164.
- STRASBURGER, E. 1905 — Typische und allotypische Kernteilung. Jahr. f. Wiss. Bot., Bd. 42: 1—71.
- STRASBURGER, E. 1907. — Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 44: 482—555.
- STRASBURGER, E. 1909a. — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. Heft 7, 124 pp.
- STRASBURGER, E. 1909b. — Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. Bd. I: 507—525.
- STRASBURGER, E. 1910a. — Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei *Urtica*-ceen. Jahr. f. Wiss. Bot. Bd. 47: 245—288.



- STRASBURGER, E. 1910b. — Über Geschlechtsbestimmende Ursachen. *Jahr. f. Wiss. Bot.* Bd. 48: 427—450.
- STRASBURGER, E. 1911. — Kernteilungsbilder bei der Erbse. *Flora* 102: 1—23. 1 Pl
- SUGIURA, T. 1925a. — Meiosis in *Tropaeolum majus* L. *Bot. Mag., Tokyo*, Vol. 39: 47—53.
- SUGIURA, T. 1925b. — On the Meiotic Division of Pollen-Mother-Cells of *Polygonum Savatieri* NAKAI. *Bot. Gaz Tokyo*, Vol. 39: 291—295.
- SUSSENGUTH, K. 1920. — Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. (Diss. München). Beihefte Bot. Centralbl., Bd. 38, Abt. II, 1—79. 18 Figs
- SUSSENGUTH, K. 1921. — Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. *Flora*, Bd. 114: 313—328. 21 Figs
- SVENSSON, H. G. 1925. — Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Boraginaceen und Heliotropaceen. Diss. Uppsala, 1925.
- SYKES, M. G. 1909. — Note on the Nuclei of Some Unisexual Plants. *Ann. Bot.* Vol. 23: 341
- TACKHOLM, G. 1920. — On the Cytology of the Genus *Rosa*. *Svensk. Bot. Tids.*, Bd. 14: 301—311.
- TACKHOLM, G. 1922. — Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Horti Bergiani*, Bd. 7: 97—381.
- TAHARA, M. 1910. — Über die Zahl der Chromosomen von *Crepis japonica* HENTH. *Bot. Mag. Tokyo*, Bd. 24: 23—27.
- TAHARA, M. 1915. — The Chromosomes of *Papaver*. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 29: (254)—(257). (Japanese).
- TAHARA, M. and ISHIKAWA, M. 1911. — The Number of Chromosomes of *Crepis lanceolata* var. *plathyphyllum*. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 25: (119)—(121). (Japanese).
- TAKAMINE, N. 1916. — Ueber die ruhenden und die präsynaptischen Phasen der Reduktionsteilung. *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 30: 293—303.
- TANJI, S. 1925. — Chromosome Numbers of Wild Barley. *Bot. Mag., Tokyo*, Vol. 39: 55—57.
- TAYLOR, W. R. 1920. — A Morphological and Cytological Study of Reproduction in the Genus *Acer*. *Contrib. Bot. Labor. Univ. of Penna.*, Vol. 4: 271—300.
- TAYLOR, W. R. 1924. — Cytological Studies on *Gasteria*, I. Chromosome Shape and Individuality. *Amer. Jour. Bot.*, Vol. 11: 51—59.
- TAYLOR, W. R. 1925a. — The Chromosome Morphology of *Veltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus*. *Amer. Jour. Bot.*, Vol. 12: 104—115.
- TAYLOR, W. R. 1925b. — Cytological Studies on *Gasteria*. II. A Comparison of the Chromosomes of *Gasteria*, *Aloe*, and *Haworthia*. *Amer. Jour. Bot.*, Vol. 12: 219—223.
- TAYLOR, W. R. 1925c. — Chromosome Constrictions as Distinguishing Characteristics in Plants. *Amer. Jour. of Bot.*, Vol. 12: 238—244.

- TERBY, J. 1922. — La Constance du Nombre des Chromosomes et de leurs Dimensions dans le *Butomus umbellatus*. La Cellule, T. 32: 197—226. 2 Pls
- THOMPSON, W. P. — 1925. The Correlation of Characters in Hybrids of *Triticum durum* and *Triticum vulgare*. Genetics, Vol. 10: 205—304.
- TISCHLER, G. 1906. — Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24: 83—96 1 Pl.
- TISCHLER, G. 1921/22 — Allgemeine Pflanzenkaryologie, in: LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 2. Berlin.
- TOKUGAWA, Y. and KUWADA, Y. 1924. — Cytological Studies on Some Garden Varieties of Canna. Nat'l Res. Council of Japan, Jap. Jour. Bot., Trans and Abst., Vol. 2: 157—173. 1 Pl.
- TOURNOIS, J. 1914. — Etudes sur la sexualité du houblon. Ann. Sc. Nat. Sér. IX. Bot. t 19: p 49—191. Pls. 6—10, 23 Figs.
- VOKELEK, H 1925. — Über Riesenwuchs bei einigen Formen der Gattung *Primula*. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. Lehre, Vol. 40, p. 42--82. 2 Pls., 5 Figs.
- DE VRIES, H 1915. — The Coefficient of Mutation in *Oenothera biennis*. Bot. Gaz. 59: 169—196
- DE VRIES, H 1918a. --- Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. Flora, Bd. 111/112. 208 --226.
- DE VRIES, H. 1918b. --- Mutations of *Oenothera suaveolens* DESF. Genetics, Vol. 3. 1 --26.
- DE VRIES, H 1923 — Über die Mutabilität von *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex* Zeitschr. f. Indukt. Abst. - u. Vererb.-Lehre, Vol. 31: 313—351. 1 Pl
- DE VRIES, H 1925a. — Die latente Mutabilität von *Oenothera biennis* L. Zeitschr. f. Indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Vol. 38: 141—199.
- DE VRIES, H. 1925b. — Mutant Races Derived from *Oenothera Lamarckiana semigigas* Genetics, Vol. 10: 211—222.
- DE VRIES, H. and BOEDIJN, K. 1923 — On the Distribution of Mutant Characters Among the Chromosomes of *Oenothera Lamarckiana*. Genetics, Vol 8: 233—238
- DE VRIES, H. and BOEDIJN, K. 1924a — Doubled Chromosomes of *Oenothera Lamarckiana semigigas*. Bot. Gaz. Vol. 78: 249.
- DE VRIES, H. and BOEDIJN, K. 1924b. — Die Gruppierung der Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 42: 174—178.
- WARTH, G. 1923. — Über Fuchsien mit verschieden gestaltetem Pollen und verschiedener Chromosomenzahl. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 41: 281—285.
- WARTH, G. 1925. — Zytologische, histologische und stammesgeschichtliche Fragen aus der Gattung Fuchsia. Zeitschr. f. Indukt. Abst.-u. Vererb.-Lehre, Bd. 38: 200—257.
- WATKINS, A. E. 1924. — Genetic and Cytological Studies in Wheat. I. Jour. of Genetics, Vol. 14: 129—171.

- WATKINS, A. E. 1925. — Genetic and Cytological Studies in Wheat, II. Jour. of Genetics, Vol. 15: 323—366.
- WATT, Sir. G. 1907. — The Wild and Cultivated Cottons of the World. London
- WELLENSIEK, S. J. 1925a. — Pisum Crosses. I. Genetica 7: 1—64.
- WELLENSIEK, S. J. 1925b. — Genetic Monograph on Pisum. Bibliographia Genetica, Vol. 2: 343—476.
- WHITE, O. E. 1913. — The Bearing of Teratological Development in Nicotiana on Theories of Heredity. Amer. Nat., Vol. 47: 206—228.
- WIEGAND, K. M. 1900 — The Development of the Embryo-sac in Some Monocotyledonous Plants. Bot. Gaz., Vol. 30: 25—47.
- WINGE, O. 1914 — The pollination and Fertilization Processes in *Humulus Lupulus* L. and *H. japonicus* SIEB. et Zucc. C. R. Trav. Labor. Carlsberg. Vol. 11: 1—46, 2 Pls.
- WINGE, O. 1917. — The Chromosomes, Their Numbers and General Importance C. R. Trav. Labor. Carlsberg, Vol. 13: 131—275 1 Pl.
- WINGE, O. 1919. — On the Relation Between Number of Chromosomes and Number of Types, in *Lathyrus* especially Jour. Genetics, Vol. 8: 133—138. Pl. 5.
- WINGE, O. 1923. — On Sex Chromosomes, Sex Determination and Preponderance of Females in Some Dioecious Plants Comp. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, Vol. 15: 1—25.
- WINGE, O. 1924 — Zytologische Untersuchungen über speltoiden und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen Hereditas, Bd. 5: 242—286.
- WINGE, O. 1925. — Contributions to the Knowledge of Chromosome Numbers in Plants. La Cellule, Vol. Jubilaire V. Grégoire, 306—324.
- WINKLER, H. 1910 — Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2: 1—38.
- WINKLER, H. 1916. — Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen Zeitschr. f. Bot., Bd. 8: 417—531.
- YAMAHA, G. and SINOTO, Y. 1925. — On the Behaviour of the Nucleolus in the Somatic Mitosis of Higher Plants, with Microchemical Notes. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 39: 205—219. 1 Pl.
- YAMPOLSKY, C. 1925. — Die Chromosomen in der männlichen Pflanze von *Mercurialis annua* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 43: 241—253. 1 Pl.
- YASUI, K. 1921. — On the Behavior of Chromosomes in the Meiotic Phase of Some Artificially Raised Papaver Hybrids. Bot. Mag., Tokyo, Vol. 35: 154—167.
- YOUNG, W. J., 1923, — The Formation and Degeneration of Germ Cells in the Potato. Amer. Journ. Bot. 10: 325—335. 3 pl.
- ZHUKOVSKII, P. M. 1923. — Persian Wheat — *Triticum persicum* Vav. in Transcaucasia. Bull. Appl. Bot. and Plantbreed. 13: 45—58. 1 col. Pl. (English summary).

## MENDELIAN FACTORS IN DATURA. I. CERTATION

BY

Dr. M. J. SIRKS

(Received Oct. 23d, 1926)

Instituut voor Plantenveredeling, Wageningen (Holland)

Since the publication of the important researches of BLAKESLEE and his collaborators on the occurrence of abnormal strains of *Datura*, which are different from the normals by a heteroploid number of chromosomes, the common mendelian factors in the Jimson weed deserve more attention from a genetical point of view, than they have gained until now. Three factors only are known; in a further publication I hope to publish some data on the behaviour of a fourth mendelian factor.

The three pairs of factors, upon which in present literature data are available, are relating to 1) the purple colour of stems and flowers (in the recessive form the stems are green, the flowers white); 2) the spiny and the smooth forms of fruits; 3) the presence of many or few internodes in the stem. Especially the first two pairs of factors are very useful for demonstrational purposes; the purple colour may be observed in very young stages of the seedlings and by a rather narrow measure of planting the plants can be caused to flower and to fruit at an early moment in their development.

Both Linnean species *Datura Stramonium* L. and *D. Tatula* L. are mainly different only by the colour of stems and flowers; in *D. Stramonium* the stems are green and the flowers white; in *D. Tatula* both are purple. The fruits of these species are spiny; as varieties two forms with smooth fruits can be distinguished: *D. Stramonium inermis* or *D. Bertolonii* with green stems, white flowers and smooth fruits; *D. Tatula inermis*, which sometimes is wrongly called *D. laevis*, possesses

purple stems and flowers and smooth fruits. (The true *Datura laevis* of NAUDIN is identical with *D. Stramonium inermis*).

Early in the new period, that followed the rediscovery of Mendels rules, BATESON and Miss SAUNDERS (1902) published a research into the genotypical nature of these two pairs of characters, from which they derived the conclusion, that two simple, independent pairs of factors are cause of them. The purple colour of stems and flowers is due to the presence of one dominant factor (P), the recessive state of which being represented by the form with green stems and white flowers. The spiny form of fruits is dominant (S) against the recessive smooth form. Both monohybrids in  $F_2$  segregated according to 3 : 1; the dihybrids in the ratio 9 : 3 : 3 : 1. The numbers published by BLAKESLEE and AVERY (1917 and 1919) on the whole corroborated this conclusion.

The observed ratios, however, especially in BATESONS work, were not so sharply in accordance with the theoretical proportions as might be expected; the paper contained some numerical data, which allowed the presumption, that in some cases other processes were disturbing the regular segregations.

After BLAKESLEES first publications on abnormal forms in 1920 a collection of seeds of *Datura* was obtained by me from various botanical gardens, partly to get available materials for demonstrational purposes, partly to study more intensively the behaviour of these two pairs of factors, and to discover, if possible, other mendelian or non-mendelian factors. Among these materials some interesting forms were present, the researches on which are not yet completed, and besides experiments with simple mendelian factors produced some results, which differed rather importantly from the expected proportions.

The experiments discussed in this paper were made with four strains from the botanical Garden at Bonn:

1. *Datura Tatula* (Bonn), stems and flowers purple; fruits spiny.
2. *Datura Stramonium* (Bonn), stems green, flowers white; fruits spiny.
3. *Datura laevis* (Bonn), stems and flowers purple; fruits smooth.
4. *Datura inermis* (Bonn), stems green, flowers white; fruits smooth.

Two crosses were made, viz. that between *D. Stramonium* (ppSS) and *D. laevis* (PPss) and that between *D. inermis* (ppss) and *D. Tatula* (PPSS). As the added genotypical formulas show, both crosses were of a dihybrid nature; in the first cross both parents possessed one of the

dominant factors in a homozygous state; in the other one both dominant factors were present in one of the parents, while the other parent was the double-recessive. The  $F_1$ -individuals were phenotypically and genotypically identical; purple stems, purple flowers and spiny fruits, as caused by the dominant factors (PpSs), and in the  $F_2$ -generations both segregated more or less according to the expected proportions 9 : 3 : 3 : 1.

However the words „more or less” must be emphasized, for rather important deviations from the theoretical ratios could be observed. As is shown very clearly in tables I and III, the  $F_2$ -families grown in 1922 and 1923, produced results, that did not correspond exactly with the expectations. The phenotypical group PS (containing individuals of the genotypical formulas PPSS, PPSs, PpSS and PpSs) showed generally a certain, though not very important deficit of individuals; in the phenotypical group Ps (genotypical individuals PPss and Ppss) this deficit was much larger, while on the other side the pS-group (ppSS and ppSs) showed a great, the class of ps-individuals (all genotypically ppss), a lesser deviation as a surplus, when compared with the theoretical proportions. These deviations seemed to be so large, and were so much consistent, that a disturbing cause had to be detected.

To discover the real nature of these deviations, in 1923 a number of backcrosses in both reciprocal ways were made between  $F_1$ -individuals and the double-recessive strain *D. inermis* (Bonn) ppss, the results of which have been tabulated in tables II and IV. These tables show very clearly, that the deviations are observed only, when  $F_1$ -plants are used as pollenparents; while in the reciprocal crosses, in which the  $F_1$ -individuals acted as motherplants with the double-recessive as a pollenparent, the deviations were very small. Thus the cause of these deviations must be found in the function of the pollengrains of different genotype. In these backcrosses too the deficit in the Ps-class was larger than that of the group PS, while the surplus of pS-individuals was more important than that of ps-plants.

During a visit in this year to the Station for Experimental Evolution at Cold Spring Harbor, professor J. T. BUCHHOLZ from Texas-University told me, that his experiments with *Daturas* seemed to corroborate my results in this sense, that in a greater number of families he observed a surplus of whiteflowering plants.

The backcrosses between  $F_1$ -individuals and the double-recessive

form seem to show that the cause of these deviations may be found in a certation (running-match) between pollengrains of different genotypes. However, it might be supposed that these types of pollengrains were developed in unequal numbers (reduplication as found by HERIBERT-NILSSON, 1924—1925). In 1924 and 1925 a decision between these two possibilities was sought and new experiments were carried out along the methods indicated and successfully applied by HERIBERT NILSSON (1911—1923) and by CORRENS (1917—1921).

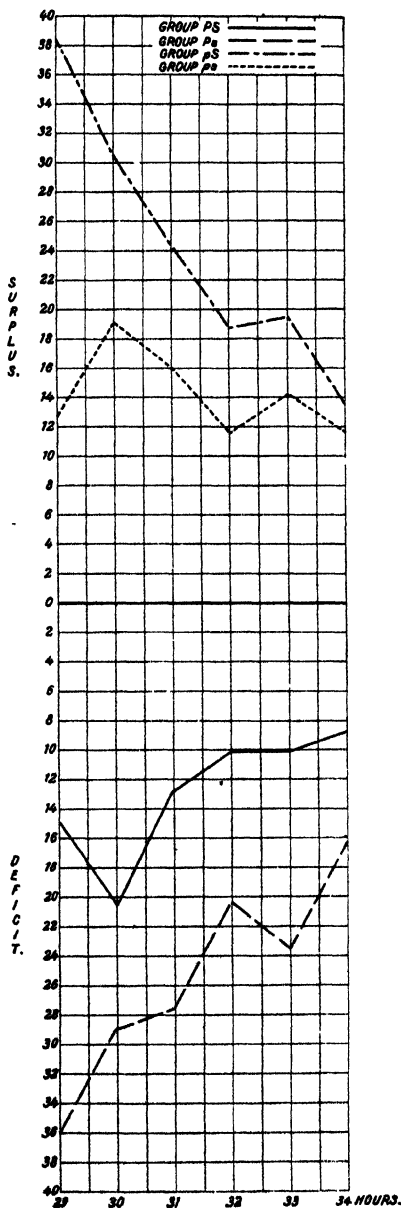
HERIBERT-NILSSON succeeded in proving a real certation between pollentubes by using the fact, that pollentubes with greater rate of growth will reach the micropyle at an earlier moment, so that, at a certain stage in the development of flowers, the majority of favoured pollentubes will have arrived near the ovules, while the slower growing tubes of other genotypes are now far overruled. Cutting off the style immediately above the ovary at such a moment, must result in strong deviations from the expected proportions, while this deviation is decreased in experiments, in which the style is cut off at a later stage of development. By various preliminary experiments I found, that cutting off within 28 hours after pollination, resulted into a slight increase in volume of the ovary, which in by far the greater number of cases dropped afterwards without developing into a fruit.

The definitive experiments therefore were planned in six series, each of 20 flowers, and cutting off the style at 29, 30, 31, 32, 33, 34 hours after the pollination. The first series (cutting off at 29 hours) produced 6 fruits only, the seeds of which gave rise to 188 plants, or an offspring of 31.33 individuals from each fruit. Each of the other 5 series contained 20 flowers and produced at 30 hours 4 fruits, at 31 : 5, 32 : 7, 33 : 8 and 34 hours 5 fruits, with a mean offspring of 35.25; 38.60; 39.49; 37.25 and 43.00 individuals from each fruit. These numbers of offspring from each fruit are rather low, when compared with the number of seeds, formed in a normal fruit; cause of this phenomenon is partly the reduction in number of seeds after cutting off the style; partly it may be found in the irregular and slow germination of a great percentage of seeds in *Datura*. Nevertheless, this series of posterities from each fruit shows a somewhat increasing number.

The results obtained in these experiments are summarized in table V and graphically shown in figure 1; they produce full evidence, that the percentages of the deficit and those of the surplus, as found in my ear-

lier experiments, are most important in the family, in which the interval between pollination and cutting off the style was 29 hours, while these deviations from the expected numerical ratios decrease in the next families, according to the longer intervals. These results are shown most clearly in the Ps- and the pS-groups, which have generally the greater deviations. Of course there are some slight exceptions: family 291 with 29 hours of interval showed a smaller deficit in the PS-group than family 292 with 30 hours; as compared with family 294 (32 hours) that of 33 hours showed an increase in the deficit of the Ps-group, as also in the surplus of the pS- and the ps-groups. But on the whole the segregations are coming more and more near the theoretical expectations.

The method of CORRENS consisted in an application of many or few pollengrains in pollinating the flowers; as may be easily understood, the struggle for life will be greater among a great number of pollengrains, than it is between a few ones. If a certation is taking place between pollentubes of different genotypical constitution, it may be presumed that pollinations with a great many pollengrains will produce



posterities, in which the deviations from the expected numbers are



more important, than is the case in the offspring from pollinations with a few pollengrains only. Applying this method in 1924 and 1925, I got in the next years the results, tabulated in table VI. Though the percentages of the deviations are sometimes rather divergent, it seems to be beyond doubt, that these experiments too gave evidence in favour of the hypothesis of certation.

From the preceding the conclusion may be drawn, that the deviations observed in the four phenotypical groups in the  $F_2$ -generations and in backcrosses, are caused by a certation between pollengrains of different genotypical constitution. The percentages of deviation indicate a favorising function of the recessive  $p$  and of the dominant  $S$ -factor. While the  $P$ -containing  $PS$ - and  $Ps$ -groups are always too few in number, the  $p$ -groups ( $pS$  and  $ps$ ) have produced excesses of numbers. The  $pS$ -group is always present in a rather important surplus of individuals the surplus of the  $ps$ -group is much smaller. At the other side the  $PS$ -group shows generally a deficit that is smaller than those observed among the  $Ps$ -classes. Besides the obtained numbers seem to justify the conclusion, that the favorising influence of the  $p$ -factor is greater than that of the  $S$ -factor; if an equal influence of both factors might be supposed, the deviations in the  $PS$ - and in the  $ps$ -groups would be absent.

Phenomena of certation between pollentubes of different genotypical nature have now been observed in a number of species (cf. BRIEGER, 1926). In american literature more generally the term „selective fertilization” is used for this process of certation; in my opinion however BRINK (1925, p. 375) is entirely right, when he points out, that this term carries an implication that is not intended. So he speaks of „differential pollen-tube growth”, a term fully able to qualify the cause of the observed deviations; but as HERIBERT-NILSSON in 1920 (p. 49) already proposed the very typical term „certation”, I should prefer to use this word as the general technical term for the process of differential pollen-tube growth.

The real nature of the favorising influence of the  $p$ - and of the  $S$ -factors is still entirely unknown. BRINK (1924, b; 1925) has tried to explain the background of this certation by supposing that differential pollen-tube growth might be due to modifications in carbohydrate metabolism. As far as the  $p$ -factor in my experiments is concerned,

BRINKS supposition may be right, as formation of anthocyan is influenced by processes of carbohydrate metabolism; regarding the role of the S-factor as favorising pollen-tube growth, however, this assumption is rather doubtful, unless it may be shown, that the S-factor is linked with some unknown other factor, influencing carbohydrate metabolism.

## LITERATURE CITED

- BATESON, W. and E. R. SAUNDERS, 1902. — Reports to the Evolution Committee. (Datura. Report I 1902 p. 21—32).
- BLAKESLEE, A. F. and B. T. AVERY Jr., 1917. — Adzuki beans and Jimson weeds (Journal of Heredity. VIII 1917. p. 125—131).
- BLAKESLEE, A. F. and B. T. AVERY Jr., 1919. — Mutations in the Jimson weed. (Journal of Heredity. X. 1919. p. 111—120).
- BRIEGER, F. G., 1926. — Mendelian factors producing selective fertilization. (Amer Natur LX. 1926. p. 183—191).
- BRINK, R. A., 1924a — The physiology of pollen. (Amer Journ. Botany. XI. 1924 p. 218—228, 283—294, 351—364, 417—436)
- BRINK, R. A. and J. H. MACGILLIVRAY, 1924b. — Segregation for the waxy character in maize pollen and differential development of the male gametophyte. (Amer Journ. Botany. XI. 1924 p. 465—469).
- BRINK, R. A., 1925. — Mendelian ratios and the gametophyte generation in angiosperms. (Genetics. X. 1925. p. 359—394).
- CORRENS, C., 1917. — Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. (Sitzungsber. Kön. preuss. Ak. Wiss. 1917 LI. p. 685—717).
- CORRENS, C., 1918. — Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. (Sitzungsber. preuss. Ak. Wiss. 1918. L. p. 1175—1200).
- CORRENS, C., 1921. — Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. (Sitzungsber. preuss. Ak. Wiss. 1921. XVIII. p. 330—354).
- CORRENS, C., 1921. — Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. (Hereditas. II. 1921. p. 1—24).
- HERIBERT-NILSSON, N., 1911. — Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana*. (Botanisk Notiser. 1911. p. 19—28).
- HERIBERT-NILSSON, N., 1920. — Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. (Hereditas. I. 1920. p. 41—67).
- HERIBERT-NILSSON, N., 1923. — Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei *Oenothera Lamarckiana*. (Hereditas. IV. 1923. p. 177—190).
- HERIBERT-NILSSON, N., 1924. — Multiple monofaktorielle Reduplikation als der Ausdruck partieller Heterogamie bei *Oenothera fallax*. (Hereditas. V. 1924. p. p. 1—13).

HERIBERT-NILSSON, N., 1925. — Das Ausbleiben der dominanten Homozygoten in Bezug auf die Nervenfarbe bei *Oenothera Lamarckiana*. (*Hereditas*, VI, 1925. p. 387—391).

TABLE I. F<sub>2</sub>-GENERATIONS OF DATURA STRAMONIUM BONN × D. LAEVIS BONN.

1922. 459—465.

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		16	9	3	3	1
459	observed	83	49	12	18	4
	expected	83	46.7	15.6	15.6	5.1
460	observed	101	55	18	23	5
	expected	101	56.9	18.9	18.9	6.3
461	observed	76	39	13	19	5
	expected	76	42.7	14.3	14.3	4.7
462	observed	92	50	17	15	10
	expected	92	51.7	17.3	17.3	5.7
463	observed	121	68	19	25	9
	expected	121	68.0	22.7	22.7	7.6
464	observed	68	36	9	15	8
	expected	68	38.2	12.8	12.8	4.2
465	observed	129	73	21	30	5
	expected	129	72.5	24.2	24.2	8.1
Total	observed	670	370	109	145	46
	expected	670	376.0	126.0	126.0	42.0
Deficit	in percentages		1.6	13.5	—	—
Surplus	of expectation		—	—	15.1	9.5

1923, 337—345.

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		16	9	3	3	1
337	observed	112	58	20	29	5
	expected	112	63.0	21.0	21.0	7.0
338	observed	59	31	8	16	4
	expected	59	33.2	11.1	11.1	3.6
339	observed	97	51	14	24	8
	expected	97	54.5	18.2	18.2	6.1
340	observed	138	78	19	30	11
	expected	138	77.6	25.9	25.9	8.6
341	observed	153	89	20	29	15
	expected	153	86.1	28.7	28.7	9.5
342	observed	58	37	5	16	0
	expected	58	32.6	10.9	10.9	3.6
343	observed	94	46	19	27	2
	expected	94	52.9	17.6	17.6	5.9
344	observed	80	41	16	14	9
	expected	80	45.0	15.0	15.0	5.0
345	observed	139	72	25	32	10
	expected	139	78.1	26.1	26.1	8.7
Total	observed	930	503	146	217	64
	expected	930	522.0	175.0	175.0	58.0
Deficit	in percentages		3.6	16.6	—	—
Sirplus	of expectation		—	—	24.0	10.3

Summary		P	p	S	s
1922.	observed . . . . .	479	191	515	155
	expected . . . . .	502	168	502	168
1923.	observed . . . . .	649	281	720	210
	expected . . . . .	697	233	697	233

TABLE II. CROSS BETWEEN  $F_1$ -INDIVIDUALS OF DATURA STRAMONIUM  $\times$  D. LAEVIS BONN (PpSs) AND OF THE DOUBLE-RECESSIVE STRAIN DATURA INERMIS BONN (ppss). $F_1$  ♀  $\times$  D. inermis Bonn ♂. 1924. 568—573

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		4	1	1	1	1
568	observed	73	20	21	16	16
	expected	73	18.25	18.25	18.25	18.25
569	observed	119	31	26	32	30
	expected	119	29.75	29.75	29.75	29.75
570	observed	46	8	16	9	13
	expected	46	11.50	11.50	11.50	11.50
571	observed	151	35	34	39	43
	expected	151	37.75	37.75	37.75	37.75
572	observed	123	37	27	31	28
	expected	123	30.75	30.75	30.75	30.75
573	observed	83	19	23	21	20
	expected	83	20.75	20.75	20.75	20.75
Total	observed	595	150	147	148	150
	expected	595	148.75	148.75	148.75	148.75
Deficit	in percentages of expectation		—	1.2	0.5	—
Surplus			0.8	—	—	0.8

D. inermis Bonn ♀ × F<sub>1</sub> ♂. 1924. 574—578.

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		4	1	1	1	1
574	observed	171	39	36	48	48
	expected	171	42.75	42.75	42.75	42.75
575	observed	69	14	12	19	24
	expected	69	17.25	17.25	17.25	17.26
576	observed	95	23	25	29	18
	expected	95	23.75	23.75	23.75	23.75
577	observed	113	29	21	34	29
	expected	113	28.25	28.25	28.25	28.25
578	observed	128	27	25	28	38
	expected	128	32.0	32.0	32.0	32.0
Total	observed	576	132	119	168	157
	expected	576	144.0	144.0	144.0	144.0
Deficit	in percentages of expectation		8.3	17.4	—	—
Surplus			—	—	16.6	9.0

Summary		P	p	S	s
F <sub>1</sub> ♀ × D inermis ♂	observed. . .	297	298	298	297
	expected. . .	297.50	297.50	297.50	197.50
D. inermis ♀ × F <sub>1</sub> ♂	observed. . .	251	325	300	276
	expected. . .	288.0	288.0	288.0	288.0

TABLE III. F<sub>2</sub>-GENERATIONS OF DATURA INERMIS BONN × D. TATULA BONN.

1922. 466—473.

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		16	9	3	3	1
466	observed	124	63	20	29	12
	expected	124	69.7	23.3	23.3	7.7
467	observed	73	43	16	13	1
	expected	73	41.0	13.7	13.7	4.6
468	observed	98	54	14	24	5
	expected	98	55.1	18.4	18.4	6.1
469	observed	96	49	19	23	5
	expected	96	54.0	18.0	18.0	6.0
470	observed	139	82	17	34	6
	expected	139	78.2	26.1	26.1	8.6
471	observed	161	83	21	42	15
	expected	161	90.5	30.2	30.2	10.1
472	observed	143	78	22	32	11
	expected	143	80.5	26.8	26.8	8.9
473	observed	68	35	14	15	4
	expected	68	38.2	12.8	12.8	4.2
Total	observed	902	487	143	212	60
	expected	902	507.6	169.2	169.2	26.5
Deficit	in percentages		4.1	15.4	—	—
Surplus	of expectation		—	—	25.4	7.1

1923. 346—348.

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		16	9	3	3	1
346	observed	72	38	12	17	5
	expected	72	40.5	13.5	13.5	4.5
347	observed	115	65	21	27	2
	expected	115	64.7	21.6	21.6	7.1
348	observed	88	46	11	19	12
	expected	88	49.5	16.5	16.5	5.5
Total	observed	275	149	44	63	19
	expected	275	154.8	51.6	51.6	17.2
Deficit	in percentages of expectation		4.5	13.7	—	—
Surplus			—	—	23.3	11.7

Summary	P	p	S	s
1922. observed . . . . .	630	272	690	212
expected . . . . .	677	225	677	225
1923 observed . . . . .	193	82	211	64
expected . . . . .	206	69	206	69



TABLE IV. BACKCROSS BETWEEN  $F_1$ -INDIVIDUALS OF DATURA INERMIS BONN  $\times$  D. TATULA BONN ( $PpSs$ ) WITH THE DOUBLERECESSIVE PARENT D. INERMIS BONN ( $ppss$ ).

$F_1 \text{ } \varnothing \times \text{D. inermis Bonn } \sigma. 1924. 579-583.$

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		4	1	1	1	1
579	observed	95	25	23	22	25
	expected	95	23.75	23.75	23.75	23.75
580	observed	114	24	31	32	27
	expected	114	28.5	28.5	28.5	28.5
581	observed	63	19	13	14	17
	expected	63	15.75	15.75	15.75	15.75
582	observed	74	16	16	22	20
	expected	74	18.5	18.5	18.5	18.5
583	observed	109	30	26	21	29
	expected	109	27.25	27.25	27.25	27.25
Total	observed	455	144	109	114	118
	expected	455	113.75	113.75	113.75	113.75
Deficit	in percentages of expectation		—	4.1	—	—
Surplus			0.2	—	0.2	3.7

D. inermis Bonn ♀ × F<sub>1</sub> ♂. 1924. 584—590.

Family	Theoretical expectation	Number	PS	Ps	pS	ps
		4	1	1	1	1
584	observed	127	31	27	35	34
	expected	127	31.75	31.75	31.75	31.75
585	observed	80	18	15	27	20
	expected	80	20.0	20.0	20.0	20.0
586	observed	135	31	31	41	32
	expected	135	33.75	33.75	33.75	33.75
587	observed	140	34	34	39	33
	expected	140	35.0	35.0	35.0	35.0
588	observed	126	24	33	36	33
	expected	126	31.5	31.5	31.5	31.5
589	observed	143	38	21	41	43
	expected	143	35.75	35.75	35.75	35.75
590	observed	119	29	22	34	34
	expected	119	29.75	29.75	29.75	29.75
Total	observed	870	205	183	253	229
	expected	870	217.5	217.5	217.5	217.5
Deficit	in percentages of expectation		5.8	15.9	—	—
Surplus			—	—	16.3	5.3

Summary	P	p	S	s
F <sub>1</sub> ♀ × D. inermis ♂ observed. . .	223	232	228	227
expected. . .	227.50	227.50	227.50	227.50
D. inermis ♀ × F <sub>1</sub> ♂ observed. . .	388	482	458	412
expected. . .	435	435	435	435

TABLE V. BACKCROSS (1924) OF THE DOUBLERECESIVE PARNET DATURA INERMIS BONN (ppss) WITH  $F_1$ -INDIVIDUALS OF D. INERMIS BONN  $\times$  D. TATULA BONN (PpSs); THE STYLE BEING CUT OFF IMMEDIATELY ABOVE THE OVARY, X HOURS AFTER THE POLLINATION.

1925. 291—296

Family	Hours	Flowers	Fruits	Number	PS				Ps				pS				ps			
					o	e	d	s	o	e	d	s	o	e	d	s	o	e	d	s
291	29 20	6	188	40	47.0	14.9	—	—	30	47.0	36.1	—	65	47.0	—	38.3	53	47.0	—	12.7
292	30 20	4	141	28	35.25	20.6	—	—	25	35.25	29.0	—	46	35.25	—	30.5	42	35.25	—	19.1
293	31 20	5	193	42	48.25	12.9	—	—	35	48.25	27.5	—	60	48.25	—	24.3	56	48.25	—	16.1
294	32 20	7	276	62	69.0	10.1	—	—	55	69.0	20.3	—	82	69.0	—	18.8	77	69.0	—	11.6
295	33 20	8	298	67	74.50	10.1	—	—	57	74.50	23.5	—	89	74.50	—	19.5	85	74.50	—	14.1
296	34 20	5	215	49	53.75	8.8	—	—	45	53.75	16.3	—	61	53.75	—	13.5	60	53.75	—	11.6

TABLE VI. POLLINATIONS (1924 AND 1925) OF ppss-PLANTS WITH MANY AND FEW POLLENGRAINS FROM  $F_1$ -INDIVIDUALS (PpSs).

1925. 297—302 and 1926. 1—4

Family	Pollen-grains	Number	PS				Ps				pS				ps			
			o	e	d	s	o	e	d	s	o	e	d	s	o	e	d	s
1925																		
297	many	213	46	53.25	13.6	—	42	53.25	21.1	—	62	53.25	—	16.4	63	53.25	—	18.3
298	many	235	49	58.75	16.6	—	40	58.75	31.9	—	76	58.75	—	29.4	70	58.75	—	19.1
299	many	198	43	49.50	13.1	—	38	49.50	23.3	—	63	49.50	—	27.3	54	49.50	—	9.1
1926																		
1	many	227	52	56.75	8.4	—	43	56.75	24.2	—	72	56.75	—	26.9	60	56.75	—	5.7
2	many	212	48	53.0	9.4	—	40	53.0	24.5	—	69	53.0	—	30.1	55	53.0	—	3.8
1925																		
300	few	183	43	45.75	6.0	—	44	45.75	3.8	—	49	45.75	—	7.1	47	45.75	—	2.7
301	few	148	38	37.0	—	2.7	30	37.0	18.9	—	43	37.0	—	16.2	37	37.0	—	—
302	few	123	24	30.75	21.9	—	25	30.75	18.7	—	39	30.75	—	26.8	35	30.75	—	13.8
1926																		
3	few	175	42	43.75	4.2	—	40	43.75	8.9	—	48	43.75	—	10.1	45	43.75	—	3.0
4	few	96	22	24.0	8.3	—	19	24.0	20.8	—	29	24.0	—	20.8	26	24.0	—	8.3

o. means observed.

e. means expected.

d. means deficit in percentages of expectation.

s. means surplus in percentages of expectation.

# DR. VRIESENDORP'S THEORIEËN OVER DE KLEUREN BIJ HOENDERS

door

DR. K. TJEBBES

(Met een résumé in het Engelsch)

Bij verschillende gelegenheden, maar vooral in zijn praeadvies op het derde nationaal Congres voor Pluimvee- en Konijnenteelt, heeft Dr. VRIESENDORP uiting gegeven aan zijn opvattingen over erfelijkheid van kleureigenschappen. Deze opvatting wijkt zóózeer af van de in wetenschappelijk-genetische kringen gangbare, dat het zeer te betreuren valt, dat Dr. VRIESENDORP ze niet aan de hand van duidelijk materiaal in een of ander tijdschrift heeft verdedigd. Wij bezitten nu alleen het verslag van de aan genoemd Congres aangeboden praeadvies, en dit stuk is wegens Dr. VRIESENDORP's eigenaardige terminologie moeilijk te verstaan. De discussie, die op Dr. VRIESENDORP's voordracht volgde, is nog minder in staat, ons een helder beeld van Dr. VRIESENDORP's theorie te geven, daar zij helaas al te zeer in persoonlijke opmerkingen verliep.

De hoofdzaak van Dr. VRIESENDORP's opvatting over de kleuren, in het bijzonder bij kippen, is wel dit, dat volgens hem alle kleuren en teekeningen ontstaan door meerder of minder (hoeveelheid) kleur. Door telkens met witte dieren (die volgens hem „verstoken” zijn van kleurstof, aan dominant wit gelooft hij niet) te paren, maakt Dr. VRIESENDORP van zwarte kippen eerst „halfzwarte”, die uiterlijk zwart zijn, vervolgens  $\frac{1}{4}$  zwarte,  $\frac{1}{8}$ ,  $\frac{1}{16}$  enz. zwarte dieren. Deze rij van quantitatieve graden van zwarteheid komt dan volgens hem overeen met koekeek, —blauw — laken—gepeld, gevlekt. Deze theorie wordt m.m. ook uitgebreid over koeien, muizen, konijnen en andere dieren. Door selectie kunnen de bedoelde „kleurmengsels” in stand gehouden worden. Laat

men deze selectie na, dan vindt er volgens Dr. VRIESENDORP een geleidelijke terugkeer tot den wilden staat, d.w.z. donkere kleur, plaats. In het algemeen is Dr. VRIESENDORP van oordeel, dat de oorspronkelijkste vormen diegene zijn, waarin de meeste dominante eigenschappen voorkomen.

Dr. VRIESENDORP's opvattingen zijn niet een gevolg van studeerkamerfantasieën; zij berusten op vele en veelzijdige proeven en jarenlange grondige ervaring als amateur-fokker. Ook is Dr. VRIESENDORP op de hoogte met de algemeene resultaten van de erfelijkheidsleer. Daar het verder niet aan te nemen is, dat de kippen van Dr. VRIESENDORP zich principieel anders zouden gedragen dan alle andere onderzochte kippen, staan wij hier voor de vraag: hoe komt het dat Dr. VRIESENDORP uit zijn proeven tot zulke afwijkende opvattingen is gekomen?

Het is mij gebleken, dat Dr. VRIESENDORP volgaarne zijn dieren aan anderen toont, en dat, wat de technische inrichting der proeven betreft, aan geen ernstige fouten kan worden gedacht. Dr. VRIESENDORP is echter niet de man, om met andere genetici een vruchtbare discussie te voeren; daartoe heeft hij zich te zeer in zijn eigen systeem ingewerkt. De eenige poging, die ooit gedaan is, om zakelijk over deze dingen te debatteeren, is mislukt, gedeeltelijk door gebrek aan takt aan de zijde van zijn opponenten.

Met groote dankbaarheid mag ik vermelden, dat Dr. VRIESENDORP tegenover mij een meer vertrouwende houding heeft aangenomen, al wist hij, dat ik hem niet in zijn theoretische conclusies kon volgen. Hij is zelfs ingegaan op mijn voorstel, 'dat ik een gedeelte van zijn proeven zou nadoen met zijn eigen dierenmateriaal. Dr. VRIESENDORP heeft daarmee de wetenschap een dienst gedaan, maar op mijn schouders een lastige taak gelegd.

Ik heb van Dr. VRIESENDORP's materiaal eenige dieren ontvangen in den afgelopen winter, en mij tot eerste taak gesteld, te onderzoeken, of in de eigenaardigheid van dat materiaal ook 't een of ander te vinden viel, dat aanleiding kon geven tot Dr. VRIESENDORP's opvattingen.

Reeds twee der eerste paringen hebben nu een resultaat gegeven, dat in staat is, eenig licht te werpen op enkele van Dr. VRIESENDORP's op het eerste gezicht onverklaarbare opvattingen. Een van de grondsteenen van Dr. VRIESENDORP's systeem is, dat wit is afwezigheid van kleur. Een van zijn witte hanen, een op tentoonstellingen bekroonde Wyandotte haan, werd gepaard met een zwarte Hamburger hen en een

Barnevelder hen. Volgens de schriftelijke toelichting, die ik van Dr. VRIESENDORP mocht ontvangen, en volgens diens theorie, zou eerstgenoemde paring uitsluitend zwarte, de tweede uitsluitend witte kuikens moeten geven. Volgens de gangbare opvattingen zouden in beide gevallen uitsluitend gekleurde kuikens te voorschijn moeten komen, daar het wit van de Wyandottes recessief is.

Geen van beide verwachtingen werd verwezenlijkt. In beide gevallen was de eene helft van de kuikens wit, de andere gekleurd. In het geval Hamburger was het 2 wit, 3 gekleurd; in het geval Barnevelder 5 wit, 5 gekleurd.

Hiermede is dus aangetoond, dat de witte Wyandotte haan heterozygoot was voor dominant wit, het wit dat o.m. bij Leghorns voorkomt. Zoolang een toom witte Wyandottes, dat behalve het recessieve wit ook het dominante wit heeft, onder elkaar voortgebeeld wordt, zal dit volkomen onopgemerkt kunnen blijven.

Er bleek echter nog meer. Van de 5 gekleurde kuikens Barnevelder  $\times$  wit Wyandotte waren 3 hanen en 2 hennen, en alle 5 vertoonden zij de uiterlijkste ekenen van den factor voor zilver. Deze komt bij Barnevelders niet voor, en kan bovendien, wegens de geslachtsgebondenheid, niet bij de henkuikens optreden, tenzij de vader hem bezat. (Ook de Hamburger  $\times$  wit Wyandotte kuikentjes vertoonden, voorzoover ze gekleurd zijn, den zilver-factor). Hoogstwaarschijnlijk is de wit Wyandotte haan dus zelfs homozygoot voor zilver, hetwelk alleen door het tevens voorkomen van het dominant wit onzichtbaar bleef. Het is duidelijk, dat deze haan heel goed nog allerlei andere kleurfactoren kan bezitten.

Wat is nu hiervan de toepassing op ons vraagpunt? Natuurlijk in de eerste plaats deze, dat Dr. VRIESENDORP's witte hoenders tot drie verschillende groepen behooren wat hun witte kleur betreft, n.l.: 1°. recessief wit, die, met gekleurde gepaard, alleen gekleurde geven (zulk een dier moet gebruikt zijn in de paring *a*, blz. 21 van het Congresverslag), 2°. homozygoot dominant-witte (kunnen heel goed uiterlijk zuivere Wyandottes zijn geweest; zulk een dier is gebruikt in paring *b*), 3°. heterozygoot dominant-witte, zooals de haan, die mij werd gezonden.

In de tweede plaats geeft dit eene experiment reeds een afdoende verklaring voor het in de discussie genoemde geval dat bij WELLEMAN in witte Wyandottes plotseling een zilverlaken dier is geboren. De heer HAGEDOORN schijnt aan deze mogelijkheid toen niet te hebben gedacht. Maar ook de bekroonde witte Wyandotte haan, die ik thans

hier heb, zal, met zuivere homozygoot recessief witte Wyandottes voortgekeeft, in de tweede generatie zeer goed zilverlaken kuikens kunnen geven.

Ten derde zal men moeten toegeven, dat evengoed als een witte Wyandottezilverlakenen dominant wit kan bezitten, een witte Leghorn heterozygoot kan zijn voor dominant wit, en dus in zijn nakomeling-schap ook met de allerraszuiverste soortgenooten alle soorten van gekleurde nakomelingen kan krijgen, hetgeen dan ook in de praktijk voorkomt (dit noemt Dr. VRIESENDORP het herstellen van de natuurlijke kleurtoestand).

Het zou mij te ver voeren, nog verdere gevolgtrekkingen te maken. Bij het doorlezen van Dr. VRIESENDORP's artikel stuit men telkens op dingen, die met de kennis van bovenvermelde resultaten, in een geheel ander licht verschijnen.

Ik wil hieraan alleen nog toevoegen, dat een paring van Dr. VRIESENDORP's zwarte Hamburger haan met een ook uit Dr. VRIESENDORP's materiaal ontvangen witte Leghorn hen uitsluitend witte kuikens heeft gegeven, niettegenstaande Dr. VRIESENDORP in zijn schriftelijke toelichting voorspeld had, dat slechts zwarte kuikens zouden te voorschijn komen. De verklaring ligt voor de hand. Deze leghorn hen is homozygoot dominant wit geweest, zooals trouwens de regel is, terwijl de witte Leghorn hen, die Dr. VRIESENDORP gebruikte, toevallig (dit geval moet echter stellig in de praktijk vrij vaak voorkomen) geen dominant wit heeft bezeten.

Met de bovenstaande korte mededeeling heb ik meenen aan te toonen, dat Dr. VRIESENDORP's vondsten, die op het eerste gezicht in strijd schijnen te zijn met de algemeen aangenomen resultaten van de experimenteele erfelijkheidsleer, bij nadere beschouwing, wel verre van in strijd daarmee te zijn, juist een bevestiging bêteekenen. Te zelfder tijd maant het gevondene ons tot groote waardeering van Dr. VRIESENDORP's werk, hetwelk, door het gebruik van genetisch ongelijksoortige witte dieren, ook voor hem zelf onnoodig moeilijk is gemaakt. Moge zijn theorie over de kleuren bij hoenders (en andere dieren) ook al grondig herzien moeten worden, het door hem verzamelde feitenmateriaal is ongetwijfeld van werkelijke en blijvende waarde voor de genetische wetenschap. De conclusies eruit te trekken, dat moest Dr. VRIESENDORP liever aan de vakmensen overlaten. Ik hoop van harte, dat Dr. VRIESENDORP er mettertijd toe zal overgaan, al hetgeen hij gevonden

heeft, volledig en met alle noodige gegevens te publiceeren. Maar dan liefst alleen de feiten, zonder theoretische beschouwingen.

Hilleshög, Landskrona, Zweden, Augustus 1926.

#### RÉSUMÉ

After a series of cross-breeding experiments with poultry and other animals Dr. I. VRIESENDORP, of Baarn, Holland, has put forward a hypothesis on the genetics of colours and colour patterns, chiefly in poultry, but also in other animals. His interpretation of the different colours and patterns is a purely quantitative one. In poultry, for instance, he takes black for the highest degree of pigmentation. The other colours and patterns (blue, silver, barred, pencilled, spangled, black spots etc.) represent more or less standardized types, maintained only by selection, in a continuous series black—white, characterized by decreasing quantities of pigment. A larger quantity of pigment is in crosses dominant over a smaller one, and black is always dominant over the lower members of the series. White, as a consequence, is total absence of pigment and recessive to all colours. According to Dr. VRIESENDORP dominant white does not exist.

It is clear that Dr. VRIESENDORP in his deductions neglects the difference between „recessive” and „hypostatic”. On the whole he uses genetical terms in another sense than other people. But setting aside these and other peculiarities in Dr. VRIESENDORP’s publications we have to consider the fact that his views are based on experiments. The singular results his hypothesis is built upon have been obtained in cross-breeding experiments that are technically faultless and in this respect quite reliable.

I thought it worth while to test some of Dr. VRIESENDORP’s animals, hoping to find a key to his results that disagree with those of nearly all other geneticists.

From Dr. VRIESENDORP’s own material I received a black Hamburg cock, a white Wyandotte cock, a Barneveld hen, a white Leghorn hen, and a black Hamburg hen.

α. The white Wyandotte cock, a very fine animal that had taken many prizes on shows, and the Barneveld hen were mated together. Dr. VRIESENDORP wrote me that he from such a cross would expect only white chicks. I got 5 white, 5 coloured.



b. The same white Wyandotte cock and the black Hamburg hen were mated together. Dr. VRIESENDORP predicted only black chicks. I got 2 white, 3 coloured.

As both the Barneveld and the black Hamburg hen had only coloured ancestors this little experiment shows that the white Wyandotte cock was heterozygous for dominant white, and at the same time carried the recessive white that is characteristic for the breed.

All the 5 coloured chickens Barneveld  $\times$  white Wyandotte showed silver. They were 3 cockerels and 2 pullets. Barneveld poultry has no silver. Besides, the silver factor must in this case have been introduced by the father, owing to its sex-linked nature.

Even the coloured chickens ex black Hamburg  $\times$  white Wyandotte showed the silver character.

It is beyond all doubt, that the white Wyandotte cock carries silver and that he is heterozygous for dominant white. Such a cock may, of course, possess a number of other colour factors all made invisible by the white. In the progeny of such a cock, when crossed with white animals of other genetic constitution, sooner or later some pigmented individuals will make their appearance.

c. The black Hamburg cock mated with the white Leghorn hen gave only white chicks. Dr. VRIESENDORP's prognosis was: only black chicks. It is clear that in my case the white Leghorn was a homozygote, or perhaps heterozygote for dominant white, but that Dr. VRIESENDORP has used a white Leghorn without dominant white. His experiment teaches us, that typical white Leghorns with recessive white are to be found; my experiment is only a confirmation of the well-known fact that they, as a rule, are dominants.

Summarizing, I wish to say that Dr. VRIESENDORP's work may be of great value for genetical science, but that his results ought to be interpreted by genetical experts and not by himself. It is to be hoped that he soon will publish his complete data, without theoretical speculations.

# ON A PROGRESSIVE VARIATION WITH AGE OF A SIMPLE MENDELIAN RATIO IN THE COWPEA

by

S. C. HARLAND, J. C. HAIGH, AND J. L. LOCHRIE

(Received Sept. 22, 1926)

## INTRODUCTION

The simple Mendelian ratios so far observed in plants have not been obtained from seeds of plants at the same stage in their life-history, but from a mixture of seeds of different ages. Some of the seeds may have been produced by the plant when young and vigorous; others by the plant when nearing the close of its life-history. It is not inconceivable, however, that the state of vigour of the plant at the time when the germ cells are maturing may affect the proportions of dominant and recessive gametes and thus influence the Mendelian ratio resulting from their random mating.

The object of the experiments described below was to see whether the segregation ratio varied with age of plant. It was decided to work with the factor X in the cowpea, (HARLAND 1920). This factor manifests itself by the production of anthocyanin pigmentation in the leaf axil, and at the junction of the pinnae with the petiole. In absence of this factor there is no colour whatever in the plant body. The material chosen was suitable for our purpose, since the character is one which can easily be differentiated in the seedling stage. Further, the cowpea is a plant which, in Trinidad, completes its life-history in less than three months.

A cross was made between two plants, of constitution XX and xx respectively, and the F<sub>1</sub> plants, fifty in number were all sown on the

same day. The plants began to flower on February 28, and all the flowers opening on each day were selfed and tagged with the date of flowering. The pods from each day's flowering were collected separately and thus a number of second generation families were obtained, each from flowers of successive days.

### The Experimental Results.

Table I shows the number of dominants and recessives on thirty six successive days, from February 28 to April 4, 1926.

TABLE I

Showing variation in proportions of dominant and recessive in Second generation families from thirty-six successive days flowering.

Date of flowering	Axil spot present; percentage between brackets	Axil spot absent	Theoretical Expectation		Probable Error	Deviation	Deviation Probable Error
			p	q			
Feb 28	38 (60.32)	25	47.25	15.75	2.31	9.25	4.00
Mar. 1	79 (58.09)	57	102.00	34.00	3.41	23.00	6.74
2	120 (65.09)	63	137.25	45.75	3.95	17.25	4.36
3	247 (68.80)	112	269.25	89.75	5.53	22.25	4.02
4	348 (67.70)	166	385.50	128.50	6.62	37.50	5.66
5	349 (62.43)	210	419.25	139.75	7.07	70.25	5.66
6	462 (63.81)	262	543.00	181.00	7.86	81.00	10.30
7	484 (72.46)	184	501.00	167.00	7.55	17.00	2.2
8	625 (74.58)	213	628.50	209.50	8.45	3.50	0.41
9	283 (79.72)	72	266.25	88.75	5.50	16.75	0.41
10	643 (76.37)	199	631.50	210.50	8.48	11.50	1.35
11	706 (75.67)	227	699.75	233.25	8.82	6.25	0.70
12	165 (80.49)	40	153.75	51.25	4.18	11.25	2.69
13	210 (81.08)	49	194.25	64.75	4.70	15.75	3.35
14	486 (82.09)	106	444.00	148.00	7.11	42.00	5.90
15	189 (59.81)	127	237.00	79.00	5.19	48.00	9.24
16	311 (73.69)	111	316.50	105.50	6.00	5.50	0.91
17	353 (76.72)	107	345.00	115.00	6.26	8.00	1.27
18	425 (76.58)	130	416.25	138.75	6.88	8.75	1.27
19	433 (77.17)	134	425.25	141.75	6.95	7.75	1.11
20	337 (80.82)	80	312.75	104.25	5.96	24.25	4.06

Date of flowering	Axil spot present; percentage between brackets	Axil spot absent	Theoretical Expectation		Probable Error	Deviation	Deviation: Probable Error
			p	q			
Mar.							
21	369 (74.23)	128	372.75	124.25	6.51	3.75	0.57
22	368 (75.88)	117	363.75	121.25	6.43	4.25	0.66
23	104 (81.10)	23	94.75	31.75	3.29	8.75	2.68
24	170 (71.13)	69	179.25	59.75	4.52	9.25	2.04
25	323 (71.46)	129	349.00	113.00	6.21	16.00	2.57
26	346 (82.97)	71	312.75	104.25	5.95	33.25	5.57
27	335 (72.51)	127	339.75	113.25	6.28	11.50	1.83
28	430 (72.64)	162	444.00	148.00	7.11	14.00	1.83
29	330 (69.33)	146	357.00	119.00	6.37	27.00	4.23
30	355 (70.86)	146	375.75	125.25	6.54	20.75	3.17
31	353 (72.78)	132	363.75	121.25	6.43	10.75	1.67
Apr.							
1	371 (74.65)	126	372.75	124.25	6.51	1.75	0.26
2	402 (73.76)	143	408.75	136.25	6.82	6.75	0.90
3	400 (73.80)	142	406.50	135.50	6.80	6.50	0.95
4	276 (75.20)	91	275.25	91.75	5.60	0.75	0.13
	12.225	4.426	12488.25	4162.75	3.77	263.25	6.98

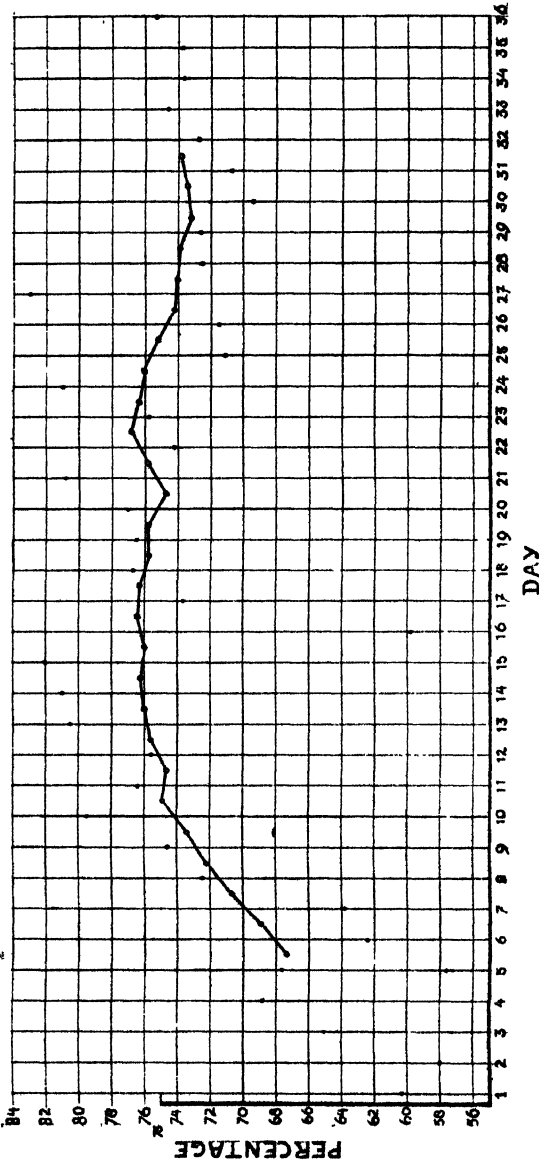
From the above table it is evident that not only do considerable variations from the normal 3 : 1 ratio occur in the  $F_2$  cultures from successive day's flowering, but also that this variation is orderly. In the first formed flowers there is an excess of recessives which gradually diminishes until at the tenth day of flowering the ratio rises above 3 : 1. An excess of dominants then persists for fifteen days (three exceptions), while in the last twelve days the ratio lies below 3 : 1 (two exceptions). The general trend of the ratios is shewn best in the curve of Diagram I, where the data are smoothed by 10s <sup>1)</sup>.

The final ratio obtained is 12225 to 4426, (2.76 : 1.00) — a considerable and significant deviation from the 3 : 1 ratio, but if the results of the first nine days be subtracted from this, we are left with the ratio

<sup>1)</sup> Smoothing is effected by taking the mean percentage of dominants of days 1—10, 2—11, 3—12, etc.

DIAGRAM I

Showing day to day variability in segregation



The dots represent the day to day percentages of dominants actually observed (cp. Table I, Column 2, between brackets). The small circles represent the mean percentages of days 1-10, 2-11, 3-12 etc.

9473 to 3134, (3.02 : 1.00). The deviation of the final ratio from expectation is thus mainly due to an excess of recessives in the first nine days of flowering.

The probable errors of the above ratio were calculated according to the formula  $\pm .6745 \sqrt{\frac{pq}{n}}$ , where  $n$  is the total number of individuals in the experiment,  $p$  and  $q$  the values of the theoretical expectation (Table I, column 4).

It will be noted that dividing the deviations by the corresponding probable errors, fifteen families shew a deviation of more than three times the probable error, and the final ratio exhibits a deviation of seven times the probable error.

To sum up: these results shew that in  $F_2$  cultures from successive days of flowering there occurs an orderly variation in the simple Mendelian 3 : 1 ratio, an excess of recessives in the first nine days being compensated for by an excess of dominants as the plants grow older. There is some indication also that as the plants are completing their first flowering period, an excess of recessives again occurs.

The data here presented give no clue to the cause of the orderly deviation from the 3 : 1 ratio, and so far as we are aware, there are no previous investigations which bear directly on the present problem, with the exception that BATESON (1913) mentions the wide deviations from expectation in cultures sown from single pods of *Matthiola*. In normal gatherings of seeds from the  $F_1$  plants, relatively few pods would be obtained from the first few days of flowering, so that most of the seeds would be reaped from about the middle of the life-history, resulting in a close approximation to the normal 3 : 1 ratio. Whether the deviations are due to corresponding divergencies from the 1 : 1 ratio in the male or female gametes, or both, or whether such phenomena as selective fertilization or differential pollen tube growth are concerned, cannot yet be hazarded. It is probable that the differences in ratio are in some way connected with the physiological condition of the plant. The first formed pods, in which an excess of recessives occurs, are from flowers produced when the plants are in an active vegetative condition, and the position of relative stability reached after the first nine days coincides with the period in which active vegetative growth has practically ceased. It is evident that much further investigation is necessary from the standpoint of both physiology and genetics, but it is perhaps not

too much to say that in this particular case the 3 : 1 ratio represents a condition of balance and in practice can only be realised by a happy mixture of seeds from pods set at different periods of the life history of the plant.

## REFERENCES

- BATESON, W. 1913. Mendel's Principles of Heredity. Cam. Univ. Press.  
HARLAND, S. C. 1920. „Inheritance of certain characters in the Cowpea" (*Vigna Sinensis*) II *Journal of Genetics*, Vol. X, No. 3, pp. 195—205.

Department of Botany and Genetics,  
Imperial College of Tropical Agriculture  
Trinidad, B. W. I.

# DOMINANZWECHSEL BEI DIANTHUS BARBATUS

VON

TINE TAMMES

Aus dem Genetischen Institut der Universität Groningen

(Eingegangen am 19 Nov 1926)

In der genetischen Literatur sind schon mehrere Beispiele von Dominanzwechsel erwähnt worden. Dennoch glaube ich, dass es nicht ohne Interesse ist noch eins hinzuzufügen, weil der hier beschriebene Fall etwas über die Wirkung der Erbfaktoren lehren kann. Obgleich nicht alle Untersucher unter Dominanzwechsel dasselbe verstehen, so handelt es sich dabei aber nach der Meinung der meisten Forscher um die Erscheinung, dass ein heterozygotisches Individuum im Anfang das Merkmal des einen der beiden ursprünglichen Homozygoten zeigt und in einem späteren Stadium dasjenige des anderen. Nach dieser Auffassung ist Dominanzwechsel eine rein phänotypische Erscheinung und mit dieser Bedeutung wird der Ausdruck dann auch in vorliegender Mitteilung gebraucht.

Der von mir beobachtete Dominanzwechsel tritt auf beim Bastard einer weiss- und einer dunkel-rotblühenden *Dianthus barbatus*. Beim Anfang des Blühens zeigen die Infloreszenzen nur rein weisse Blüten, gegen das Ende sind alle Blüten dunkelrot. Diese Veränderung wird dadurch verursacht, dass jede Blume für sich anfangs weiss ist und später rot wird. Bei *Dianthus barbatus* zeigt also ein und dasselbe Organ die Veränderung, gleichwie im bekannten von GOLDSCHMIDT <sup>1)</sup> beobachteten Fall bei *Lymantria dispar*. Die sehr jungen Bastardraupen heller und dunkler Rassen dieser Spezies zeigen zwar nicht rein die helle Farbe der einen Rasse sondern eine intermediäre, aber beim älter

<sup>1)</sup> R. GOLDSCHMIDT, Einführung in die Vererbungswissenschaft 4. Aufl. S. 388.



werden wird die Farbe allmählich dunkler bis die der dunklen Rasse erreicht ist.

Bei anderen der in der Literatur erwähnten Fällen dagegen weisen die im Laufe der Entwicklung zuerst gebildeten von gleichartigen Organen das eine Merkmal auf, die später entstandenen das andere. Ich nenne nur als Beispiel den von HONING<sup>1)</sup> beschriebenen Dominanzwechsel bei den Bastarden des normalen Deli-Tabaks und einer aus diesem entstandenen Form, der *Nicotiana deformis*, der sich unter mehr durch Wucherungen an der Unterseite der Blätter vom ersteren unterscheidet. Die ersten Blätter der Bastarde haben normale Spreiten, vom vierten bis fünften Blatte an treten die Anhängsel auf.

Der Übergang der weissen Blütenfarbe in die rote bei *Dianthus barbatus* findet sehr langsam statt; zuerst färbt der Rand der Kronblätter sich sehr hellrosa, darauf der übrige Teil derselben. Nach und nach wird die Farbe dunkler rosa darauf hellrot und schliesslich ist die Blüte nach etwa sieben bis zehn Tagen dunkelrot gefärbt. Im Dunkeln z. B. bei von Stanniol umhüllten Blüten tritt die Farbe noch viel langsamer oder sogar gar nicht auf. Dass eine Blüte beim Aufblühen sehr hell gefärbt ist und erst später dunkler wird, ist obgleich nicht eine allgemein vorkommende, dennoch eine vielfach auftretende Erscheinung. Bei *Dianthus barbatus* aber zeigen nur die Heterozygoten die Veränderung der Farbe, denn die Kronblätter der Homozygoten sind schon in der Knospe dunkelrot gefärbt und die jungen Blüten sind nicht heller als die ältern.

Weil bei den von mir studierten Formen von *Dianthus barbatus* zwischen dem Aufblühen der ersten und der letzten Blüte mehrere Wochen verlaufen und die Blüten erst zwei oder drei Wochen nachdem sie sich geöffnet haben, verblühen, kommen im Zwischenstadium in einer und derselben Inflorescenz verschieden gefärbte Blüten vor: weisse, rosa und rote mit allen Übergängen. Die Abbildung, obgleich ungefärbt, gibt dennoch eine gute Vorstellung der verschiedenen Intensität der Farbe bei den verschiedenen Blüten.

Bei armblütigen Inflorescenzen kommt es vor, dass zugleich nur weisse und rote Blüten geöffnet sind. Dies kann durch den Kontrast der rein weissen und dunkelroten Farbe sehr auffallend sein und die

<sup>1)</sup> J. A. HONING, *Nicotiana deformis* n. sp. und die Enzymtheorie der Erbllichkeit. Genetica, V, 1923, S. 455.

Vermutung nahe legen, dass es sich hier um eine Knospenmutation oder eine Zwischenrasse handele. KEEBLE and ARMSTRONG <sup>1)</sup> haben dann auch einen Fall von „ever-sporting“ bei *Dianthus barbatus* erwähnt, der nach der Beschreibung eine sehr grosse Übereinstimmung zeigt mit dem hier behandelten. Es heisst dort: „They (the ever-sporting varieties) bear on one and the same inflorescence flowers of very differ-



ent colours. Thus in the race with which we have experimented the colours of the flowers of a single plant were deep magenta, strawberry, pale and streaked pink on a white ground and white." Obgleich es unmöglich ist über Pflanzen, welche man nicht gesehen und untersucht hat mit vollkommener Sicherheit zu urteilen, so finde ich es dennoch höchstwahrscheinlich, dass die Pflanzen von KEEBLE und ARMSTRONG Heterozygoten waren, welche die oben von mir beschriebene Erscheinung zeigten. Weil der von diesen Autoren gebrauchte Ausdruck „ever sporting variety“ von DE VRIES vorgeschlagen wurde „for such forms as are regularly propagated by seed, and of pure and not hybrid origin“, und sie über die Heterozygotie ihrer Pflanzen nichts erwähnen, glaube ich annehmen zu müssen, dass sie die heterozygotische Natur

<sup>1)</sup> F. KEEBLE and E. F. ARMSTRONG, The rôle of oxydases in the formation of the anthocyan pigments of plants. Journ. of Genetics, II, 1912/1913, S. 277.

ihres Materials nicht kannten <sup>1)</sup>. Ob KEEBLE und ARMSTRONG die Veränderung der Farbe bei einer und derselben Blüte beobachteten, geht aus ihren Beschreibungen nicht hervor, obgleich es fast nicht anzunehmen ist, dass eine so auffallende Erscheinung unaufgemerkt blieb. Auch in späteren Arbeiten dieser und anderer Forscher wird, so viel ich weiss, über den betreffenden Gegenstand nichts mitgeteilt.

Sehr wichtig nun ist das von KEEBLE und ARMSTRONG erhaltene Resultat der chemischen Untersuchung der verschieden intensiv gefärbten Blüten. Sie fanden nämlich, dass die Menge des in den Kronblättern vorhandenen Fermentes d. h. der Oxydase der darin vorkommenden Menge von Anthocyan proportional ist.

Wie oben gesagt wurde, zeigt die homozygotische rote *Dianthus barbatus* schon die definitive dunkelrote Blütenfarbe beim Aufblühen der Knospe, während diese Farbe bei den Heterozygoten erst nach und nach entsteht. Infolge des einmaligen anstatt des zweimaligen Vorkommens des betreffenden Erbfaktors tritt also eine starke Verzögerung in der Bildung des Farbstoffes auf und nach der genannten Untersuchung von KEEBLE und ARMSTRONG wird diese Verzögerung verursacht durch die verzögerte Bildung der Oxydase. Der Unterschied zwischen der homozygotischen und der heterozygotischen Pflanze ist nicht ein dauernder quantitativer, sondern ein Unterschied in Reaktionsgeschwindigkeit; die Zeit ist der entscheidende Faktor. In beiden Fällen wird dasselbe Endstadium erreicht.

Die Beobachtung des Dominanzwechsels bei *Lymantria dispar* führte GOLDSCHMIDT dazu zu vermuten, dass es sich bei dieser Erscheinung um enzymatische Wirkungen handle und HONING schliesst sich dieser Auffassung an. Der hier beschriebene Fall, worin die verzögerte Bildung eines Enzymes als Ursache des Dominanzwechsels nachgewiesen

<sup>1)</sup> HUGO DE VRIES, *Species and Varieties*. 1915, S. 310.

In der neuerdings erschienenen dritten Auflage seines Buches: *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*, 1926, S. 558, spricht JOHANNSEN zwar von Spaltung („ever-sporting“) der Heterozygoten, aber so viel ich weiss ist „ever-sporting“ früher niemals in diesem Sinne gebraucht worden. Meines Erachtens ist es schade und unnötig die ursprüngliche Bedeutung, welche DE VRIES diesem Ausdruck gab, abzuändern; sei es dann auch, dass es sich beim weiteren Studium der Zwischenrassen ergab, dass bei einigen derselben die beobachteten Erscheinungen nicht durch „ever-sporting“, sondern durch Bastardspaltung erklärt werden müssen.

wurde, bildet eine Stütze für die Richtigkeit der Vermutung dieser Forscher.

Während der hier beschriebene Dominanzwechsel im Zusammenhang steht mit der Menge eines Enzymes erklären SCHMALFUSZ und WERNER <sup>1)</sup> in ihren vor kurzem publizierten wichtigen chemischen Untersuchungen wie, es vom chemischen Standpunkte aus betrachtet, möglich sei, dass Dominanzwechsel auch von wechselnden Mengen eines Chromogens hervorgerufen werden kann. Es wäre von Bedeutung dieses für *Dianthus barbatus* zu prüfen und zu untersuchen wie weissblühende Formen, welche wohl Oxydase aber kein Chromogen besitzen, sich bei Kreuzung mit der rotblühenden Form verhalten. Ich besitze aber diese Form leider nicht. Wohl ist mir aus Untersuchungen mit *Linum* bekannt, dass der Bastard zwischen dem blaublühenden Lein und derjenigen weissblühenden Form, welche wohl Enzym aber kein Chromogen besitzt sich, was die Blütenfarbe betrifft, anders verhält als der Bastard derselben blaublühenden Form mit der weissblühenden die wohl Chromogen aber kein Enzym enthält. Bei beiden sind die Blüten schon in der Knospe gefärbt und werden, wie bei *Linum*-Arten immer der Fall ist, beim Entfalten etwas heller. Dominanzwechsel kommt hier nicht vor; aber und das ist der Punkt, worauf ich hinweisen wollte, der eine Bastard zeigt vollkommene Dominanz der Blütenfarbe, der andere ist intermediär. Es ist bei *Linum* somit nicht dasselbe ob die Pflanze für Enzyymbildung oder für Chromogenbildung heterozygotisch ist.

Groningen, am 16. Nov. 1926.

<sup>1)</sup> HANS SCHMALFUSZ und HANS WERNER, Chemismus der Entstehung von Eigenschaften. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre. Bd. 41, 1926. S. 285.

## MENDELIAN FACTORS IN DATURA. II. THE BRONZE FACTOR

by

Dr. M. J. SIRKS

(received Jan. 2nd, 1927)

Instituut voor plantenveredeling. Wageningen (Holland)

Real mendelian factors are rather scarce in *Datura*, as I pointed out in an earlier paper (Genetica VIII. 1926. p. 485—500), three pairs of them being only known at present. Every new factor therefore is of some importance, as the rather complicated behaviour of non-mendelian types in the Jimson weed makes a genotypical analysis of all factors present in this species, a much desirable research.

Among the samples of seed, obtained from various botanical Gardens one, called *D. tatula* Stockholm, appeared to be obviously different from other types of *D. tatula* by a dark coloration at the bases of all young leaves, so that in the young seedlings the centre of the plant is entirely purple coloured. When grown in a hothouse the development of the colour is much reduced; in later stages also the character is less observable than it is during the first month of development. When grown at moderate temperatures, however, the character in young plants is so sharply distinguishable, that never any doubt arose in discerning the type of the individual. During my visit to Cold Spring Harbor, Dr. BLAKESLEE showed me his collection of types, among which one apparently identical with my purple-centre-strain occurred, which was called by him Bronze, the name I should like to use in this paper too.

The original Bronze-type of *Datura tatula* Stockholm had besides the purple centre, purple stems and purple flowers, combined with spiny fruits. The type was crossed with *D. inermis* Bonn with white flowers, green stems and smooth fruits; this gave an  $F_1$  with a somewhat

lighter purple centre, purple flowers and stems, and spiny fruits, thus highly resembling the type of *D. tatula* Stockholm, the colour characters a little lessened only.  $F_2$ -generations were grown from seven  $F_1$  plants in 1924, (families 1924. 591—597) and from 8 plants in 1925 (families 1925. 303—310); backcrosses were made in 1924 and grown in 1925 as families 311—314 in the one and 315—319 in the other direction.

Eight phenotypical groups could be expected on the assumption, that the purple centre was caused by a separate mendelian factor, the  $F_1$ -hybrids, on this assumption, being heterozygous in three characters. These eight groups would be characterized then by the combinations:

- a) Purple centre, purple stems and purple flowers, spiny fruits.
- b) Purple centre, purple stems and purple flowers, smooth fruits.
- c) Purple centre, green stems and white flowers, spiny fruits.
- d) Purple centre, green stems and white flowers, smooth fruits.
- e) Green centre, purple stems and purple flowers, spiny fruits.
- f) Green centre, purple stems and purple flowers, smooth fruits.
- g) Green centre, green stems and white flowers, spiny fruits.
- h) Green centre, green stems and white flowers, smooth fruits.

The  $F_2$ -generation in 1924, a total of 814 individuals, showed six of these groups only to be present; classes *c* and *d* were entirely lacking, so that all the combinations of purple centre with green stems and white flowers failed. This gave rise to the presumption that the Bronze factor, called B, for purple centre is latent or cryptomeric in plants that do not contain the P-factor besides it; all BpS- and Bps-individuals being phenotypically identical with bpS- respectively bps-plants. If this were true the frequency of the six groups present should be one according to the following numerical ratios:

	a	b	c	d	e	f	g	h
in the $F_2$ -generation . . . . .	27	9	0	0	9	3	12	4
in backcrosses . . . . .	1	1	0	0	1	1	2	2

The data, produced by the  $F_2$ -generations in 1924 and 1925 and by both reciprocal backcrosses  $F_1R$  in 1925, seem to give full evidence in favour of this assumption. The tables I ( $F_2$ -generations) and II

(backcrosses) show the observed frequencies as compared with the theoretical ones, and on the whole they are rather well in accordance with this hypothesis. There are deviations from the numerical proportions and if the process of certation, as supposed in my earlier paper, here also exerts its influences, then these deviations can be explained very well: if this assumption should be right, there must be some deviations in this sense, that in the  $F_2$ -generations and in the backcross  $D. inermis$  ♀  $\times$   $F_1$  ♂, the groups  $a$ ,  $b$ ,  $e$  and  $f$  must show some deficit, while groups  $g$  and  $h$  should be present in a too large number; in the other backcross ( $F_1$  ♀  $\times$   $D. inermis$  ♂) these deviations, however, may not occur. These deviations indeed agree with the expectations; group  $e$  in the  $F_2$ -generations in 1924, however, forms an exception; in stead of an expected deficit a rather important surplus is present here. In group  $h$  in these  $F_2$ -generations the expected surplus is absent, while the expectation is exactly confirmed by the observation. It is unknown what may be the cause of this exceptional behaviour in these  $F_2$ -generations.

Summarizing the data contained in this paper, the existence is proved of a fourth mendelian factor in *Datura*, the Bronze-factor  $B$ , causing a purple coloration in the centre of the young plants and inherited independently from the factors  $P$  and  $S$ , while it is cryptomeric in all individuals, which are missing the  $P$ -factor. So a numerical ratio in  $F_2$  is caused of  $27 : 9 : 0 : 0 : 9 : 3 : 12 : 4$  and in the backcrosses with the triple recessive parent a proportion of  $1 : 1 : 0 : 0 : 1 : 1 : 2 : 2$  is expected and the observations are entirely agreeing with these expectations, showing however some deviations which are caused by a differential pollentube-growth or certation.

TABLE I. F<sub>2</sub>-GENERATIONS OF DATURA INERMIS BONN × D. TATULA STOCKHOLM.

Group a had purple centre, purple stems and purple flowers, spiny fruits.  
 Group b had purple centre, purple stems and purple flowers, smooth fruits.  
 Group c had purple centre, green stems and white flowers, spiny fruits.  
 Group d had purple centre, green stems and white flowers, smooth fruits.  
 Group e had green centre, purple stems and purple flowers, spiny fruits.  
 Group f had green centre, purple stems and purple flowers, smooth fruits.  
 Group g had green centre, green stems and white flowers, spiny fruits.  
 Group h had green centre, green stems and white flowers, smooth fruits.

1924. 591—597

Family		Number	a	b	c	d	e	f	g	h
	Theoretical expectation	64	27	9	0	0	9	3	12	4
591	observed	71	26	7	—	—	9	4	20	5
	expected	71	30.0	10.0	—	—	10.0	3.3	13.3	4.4
592	observed	107	41	11	—	—	19	2	29	5
	expected	107	45.2	15.0	—	—	15.0	5.0	20.1	6.7
593	observed	119	48	12	—	—	17	8	27	7
	expected	119	50.2	16.7	—	—	16.7	5.6	23.3	7.5
594	observed	93	39	8	—	—	15	1	23	7
	expected	93	39.2	13.1	—	—	13.1	4.4	17.4	5.8
595	observed	125	47	12	—	—	21	6	31	8
	expected	125	52.6	17.6	—	—	17.6	5.9	23.4	7.9
596	observed	111	46	9	—	—	17	2	29	8
	expected	111	46.8	15.6	—	—	15.6	5.2	20.8	7.0
597	observed	188	70	20	—	—	33	6	48	11
	expected	188	79.3	26.5	—	—	26.5	8.8	35.2	11.7
Total	observed	814	317	79	—	—	131	29	207	51
	expected	814	343	115	—	—	115	38	152	51
Deficit	in per- centages of expecta- tion		7.5	31.3	—	—	—	23.7	—	—
Surplus			—	—	—	—	13.9	—	36.2	—



1925. 303—310

Family		Number	a	b	c	d	e	f	g	h
	Theoretical expectation	64	27	9	—	—	9	3	12	4
303	observed	14	6	2	—	—	2	—	4	—
	expected	14	5.9	2.0	—	—	2.0	0.6	2.6	0.8
304	observed	45	20	3	—	—	4	1	15	2
	expected	45	19.0	6.3	—	—	6.3	2.1	8.4	2.9
305	observed	116	48	11	—	—	19	5	27	6
	expected	116	49.0	16.3	—	—	16.3	5.5	21.7	7.2
306	observed	29	9	3	—	—	5	1	8	3
	expected	29	12.2	4.1	—	—	4.1	1.4	5.4	1.8
307	observed	118	46	14	—	—	20	5	25	8
	expected	118	49.7	16.6	—	—	16.6	5.6	22.1	7.4
308	observed	113	46	14	—	—	16	6	22	9
	expected	113	48.0	15.9	—	—	15.9	5.2	21.1	6.9
309	observed	43	16	6	—	—	6	1	12	2
	expected	43	18.2	6.1	—	—	6.1	1.9	8.0	2.7
310	observed	150	56	14	—	—	12	6	47	15
	expected	150	63.2	21.1	—	—	21.1	7.1	28.2	9.3
Total	observed	628	247	67	—	—	84	25	160	45
	expected	628	265	88	—	—	88	30	118	39
Deficit	in per cent-		6.8	23.9	—	—	4.6	16.6	—	—
	ages of									
	expecta-									
	tion									
Surplus			—	—	—	—	—	—	35.6	15.4

Summary	purple centre	green centre	purple stems	green stems	spiny fruits	smooth fruits
1924 observed	396	418	556	258	655	159
expected	458	356	610	204	610	204
1925 observed	314	314	423	205	496	132
expected	353	275	471	157	471	157

TABLE II. BACKCROSS BETWEEN  $F_1$ -INDIVIDUALS OF DATURA INERMIS BONN  $\times$  D. TATULA STOCKHOLM (BbPpSs) WITH THE TRIPLERECESSIVE PARENT D. INERMIS BONN (bbppss).

 $F_1 \text{ } \varphi \times \text{D. inermis } \text{ } \delta \text{ 1925. 311—314}$ 

Family		Number	a	b	c	d	e	f	g	h
	Theoretical expectation	8	1	1	—	—	1	1	2	2
311	observed	122	13	16	—	—	14	18	31	30
	expected	122	15.25	15.25	—	—	15.25	15.25	15.25	15.25
312	observed	49	8	6	—	—	9	5	10	11
	expected	49	6.125	6.125	—	—	6.125	6.125	12.25	12.25
313	observed	107	15	11	—	—	14	10	29	28
	expected	107	13.375	13.375	—	—	13.375	13.375	26.75	26.75
314	observed	83	7	13	—	—	6	11	21	25
	expected	83	10.375	10.375	—	—	10.375	10.375	20.75	20.75
Total	observed	361	43	46	—	—	43	44	91	94
	expected	361	45.125	45.125	—	—	45.125	45.125	90.250	90.250
Deficit	in percentages of expectation		4.7	—	—	—	4.7	2.4	—	—
Surplus			—	1.9	—	—	—	—	0.8	4.1

D. inermis ♀ × F<sub>1</sub> ♂. 1925. 315—319

Family		Number	a	b	c	d	e	f	g	h
	Theoretical expectation	8	1	1	—	—	1	1	2	2
315	observed	92	9	8	—	—	11	9	27	28
	expected	92	11.5	11.5	—	—	11.5	11.5	23	23
316	observed	131	17	12	—	—	15	12	36	39
	expected	131	16.375	16.375	—	—	16.375	16.375	32.75	32.75
317	observed	76	7	6	—	—	10	9	21	23
	expected	76	9.5	9.5	—	—	9.5	9.5	19	19
318	observed	43	3	4	—	—	6	4	15	11
	expected	43	5.375	5.375	—	—	5.375	5.375	10.75	10.75
319	observed	124	15	13	—	—	14	13	36	33
	expected	124	15.5	15.5	—	—	15.5	15.5	31	31
Total	observed	466	51	43	—	—	56	47	135	134
	expected	466	58.25	58.25	—	—	58.25	58.25	116.50	116.50
Deficit	in percentages of expectation		12.4	26.1	—	—	3.8	19.3	—	—
Surplus			—	—	—	—	—	—	15.8	15.0

Summary	purple centre	green centre	purple stems	green stems	spiny fruits	smooth fruits
F <sub>1</sub> ♀ × D. inermis ♂						
observed	89	272	176	185	177	184
expected	90.25	270.75	180.5	180.5	180.5	180.5
D. inermis ♀ × F <sub>1</sub> ♂						
observed	94	372	197	269	242	224
expected	116.5	349.5	233	233	233	233

# ILLUSTRATIONS OF WILD HYBRIDS IN THE NEW ZEALAND FLORA III

by

H. H. ALLAN

(The Agricultural High School, Feilding, N.Z.)

## No. 8. The genus *Alseuosmia*

This genus was founded by ALLAN CUNNINGHAM (Mag. Zoo. & Bot., vol. 2, p. 209, 1839) to accomodate a series of plants gathered in the forested country between the Bay of Islands and Hokianga Harbour (North Auckland Botanical District), and is now known to occur in various forest localities throughout North Island, and in the northern part of South Island. No genus in New Zealand better illustrates the taxonomic confusion arising from the neglect of the study of wild hybrids in the field and in the experimental garden. CUNNINGHAM groups the polymorphic series of forms collected by himself and RICHARD CUNNINGHAM into eight „species” based on leaf-characters. HOOKER (Handbk N. Z. Flora, p. 109, 1864) reduces the „species” to four, and this treatment has been followed by subsequent taxonomists, with or without the recognition of „varieties”. CHEESEMAN (Man. N. Z. Flora, ed. 2, p. 881, 1925) remarks. „The species are exceedingly variable and difficult of discrimination.” Field study has revealed that the difficulty is due to the prevalence of hybridism. There occur in certain localities isolated jordanons, but where several jordanons occur together hybrid swarms of great complexity arise. No real attempt has hitherto been made to study the genus in the light of these facts, and the „species” at present accepted are linneons. A thorough-going analysis, based first on a study of the jordanons occurring isolated from others is eminently desirable. The more striking characters to be dealt with are:

(1) leaf-size. The length may range from  $\pm 1$  cm. to  $\pm 18$  cm. The breadth may be anything from  $\pm 8$  mm. to  $\pm 6$  cm.

(2) leaf-shape. There is here great diversity. The forms may be roughly classed in two series (a) narrow-linear to broadly lanceolate, (b) orbicular to broadly obovate. But there are many forms combining the features of these series.

(3) leaf-margin. This may be entire, waved, variously lobed, dentate or serrate.

(4) leaf-tip. This may be sharply acute, or through alle grades to broadly rounded.

(5) leaf-base. This may be from very gradually to abruptly narrowed into the petiole.

(6) flower-length. The corolla may be anything from  $\pm 1$  cm. to  $\pm 4$  cm. long.

(7) flower-colour. This may be from greenish-yellow to bright-crimson.

(8) berry-size. The berry may be from  $\pm 1$  cm. to  $\pm 2$  cm. long.

There is a rough correlation between size of leaf and size of flower, but in the hybrids all the characters are combined in such diverse ways as to reduce the herbarium taxonomist to despair. The result has been contentment with grouping (more or less "according to taste") (1) forms with large leaves and flowers under the name *A. macrophylla*, (2) forms with leaves and flowers intermediate in size under *A. quercifolia*, (3) forms with small broad leaves under *A. Banksii*, (4) forms with small narrow leaves under *A. linariifolia*. Thus CHEESEMAM (loc. cit., p. 88) says of the leaves of the plants coming under his conception of *A. macrophylla* „3—7 in. long, obovate or obovate-lanceolate to linear-oblong, obtuse or sub-acute, narrowed into a short stout petiole, remotely sinuate-dentate or nearly entire, rather 'coriaceous'!"

The illustrations show a series of forms kindly sent me by Mr. CARSE from the North Auckland Botanical District, where hybridism is rife. It is obviously impossible to sort out by inspection the jordanons (if there be such among the forms shown!) from the hybrids. How many jordanons there may be present in the genus we have no real data for estimating, and the treatment in the Manual is conventional merely.

No. 9.  $\times$  *Parsonsia heterocapsa* = *P. capsularis*  $\times$  *heterophylla*.

The New Zealand species of PARSONSIA are twining lianes found



FIG. 1. *Alseuosmia*. Each piece representative of a single plant.



FIG. 2. *Alseuosmia*. Each piece representative of a single plant.

fairly abundantly throughout the main islands on the outskirts of forests, and are of many forms, the jordanons hybridizing freely where they meet.

Two species are recognized, and several varieties have been described, but the status of these requires further investigation.

A mixed collection was made by BANKS and SOLANDER during COOK's first voyage to New Zealand, but the first species published was G. FORSTER's *Periploca capsularis*. Judging from his very brief description (Flor. Ins. Aust. Prodr., p. 20, 1786), and from what we know of the genus, his „species” is based on hybrid material. A. CUNNINGHAM's *P. heterophylla* (Mag. Zoo. & Bot., vol. 2, p. 46, 1839) is better founded. As understood by present-day botanists the name *P. capsularis* is restricted to forms in which the anthers are exserted, and *P. heterophylla* to those with the anthers included in the corolla tube. RAOUL (Choix de Plantes de la Nouv.-Zél., p. 16, 1846) published a third species from plants collected at Akaroa (Banks Peninsula). Further observation has shown that this is a distinct jordanon (now usually referred to *P. capsularis* as var. *rosea*). RAOUL remarks, however, „Ces trois espèces de *Parsonsia* se distinguent par les dimensions du tube de la corolle, les lobes du calice et la forme des anthères. Ce n'est pas sur le feuillage que nous sommes guidé pour établir ces espèces; car dans le seul *Parsonsia albiflora* [*P. heterophylla* sens. lat.], dont M. le docteur J.-A. HOOKER nous a communiqué de nombreux échantillons, on peut suivre toutes les variations de feuilles que présentent ces plantes.”

Now, field-study has convinced me that no real progress can be made by relying merely on floral characters. Many different localities must be studied intensively, as a preliminary to genetic research, and the results correlated. Diversity of leaf-characters and of floral characters comes about through hybridization. All forms show heteroblasty. The juvenile plants have leaves variously lobed, and it is impossible at present to decide from an examination of the juveniles to what species they belong. It will only be as a result of controlled breeding experiments that such power will come. But with the adults, as far as my experience goes, it is otherwise. There occur various distinct, easily differentiated jordanons, and the adult polymorphy that occurs is due to hybridism.

The forms illustrated in Fig. 3—5 occur in forests near Feilding

[Text cont'd. on pag. 531].



FIG. 3. *Parsonsia heterocapsa* A, B, C of table.



FIG. 4. *Parsonsia heterocapsa*. D, E, F of table.



Plant	Formula	Shape and size of leaves	Cyme	Length of flower in full bud.	Colour of corolla	Length of calyx	Position of Anthers
A	Parsonsia capsularis	very narrow-linear $\pm 7$ cm. $y \pm 3$ mm.	3—7 fld.	$\pm 5$ mm.	tube red lobes cream	= corolla tube	fully exserted
B.	C <sub>3</sub>	very narrow-linear $\pm 7$ cm. by $\pm 4$ mm.	7—9 fld.	$\pm 6$ mm.	tube rosy lobes cream	almost = corolla tube	fully exserted
C	C <sub>4</sub>	very narrow-linear $\pm 7$ cm. by $\pm 4$ mm.	5—10 fld.	$\pm 6$ mm.	tube rosy lobes pale cream	slightly shorter than corolla tube	semi-exserted
D	C <sub>3</sub>	narrow linear-lanceolate $\pm 5.5$ cm. by $\pm 8$ mm.	5—10 fld.	$\pm 7$ mm.	tube yellowish lobes pale cream	slightly shorter than corolla tube	semi-exserted
E	C <sub>3</sub>	narrow linear-oblong $\pm 7$ cm. by $\pm 8$ mm.	3—6 fld.	$\pm 8$ mm.	tube yellowish green lobes white	slightly shorter than corolla tube	semi-exserted
G	C <sub>1</sub>	narrow lanceolate $\pm 6$ cm. by $\pm 1$ cm.	15—30 fld.	$\pm 7$ mm.	tube yellowish lobes white	slightly shorter than corolla tube	very slightly exserted
F	C H	ovate-oblong to obovate, sinuate $\pm 6$ cm. by $\pm 2$ cm.	10—20 fld.	$\pm 9$ mm.	tube cream lobes very pale-cream	distinctly shorter than corolla tube	hardly at all exserted
H	H <sub>1</sub>	lanceolate-oblong $\pm 6$ cm. by $\pm 1.5$ cm.	20—30 fld.	$\pm 8$ mm.	tube and lobes creamy white	slightly shorter than corolla tube	almost wholly included
I	H <sub>3</sub>	elliptic-lanceolate $\pm 7$ cm. by $\pm 2$ cm.	20—40 fld.	$\pm 8$ mm.	tube yellowish lobes white	distinctly shorter than corolla tube	included
K	H Parsonsia heterophylla	ovate-oblong $\pm 6$ cm. by $\pm 3$ cm.	30—50 fld.	$\pm 9$ mm.	tube yellowish lobes white	distinctly shorter than corolla tube	included

(Ruahine-Cook Botanical District). There are two well-marked jordanons distinguished by the following characters: (a) a jordanon with narrow-linear adult leaves, small cream-coloured flowers in few-flowered cymes with the anthers distinctly exserted, and the calyx-lobes almost equalling the corolla-tube — *P. capsularis* (Forst. f.) R. Br. *pro parte*; (b) a jordanon with broadly oblong-ovate adult leaves, larger white-coloured flowers in many-flowered cymes, with the anthers quite included in the corolla-tube, which latter is distinctly longer than the calyx lobes — *P. heterophylla* A. Cunn. *pro parte*.

The way in which the hybrids found combine these characters is shown in the table on pg 000.

In the area examined hybrid forms are about as plentiful as those of the jordanons, the series  $C_1$  to  $C_5$  being more common than the series  $H_1$ — $H_5$ . Plant G of the table bears leaves of diverse shapes and is evidently flowering in the semi-juvenile state, whereas fully adult plants bear foliage of an uniform character. There also occur plants flowering in the juvenile stage, but their status cannot, with our present imperfect knowledge of the life-histories of the jordanons, be more than guessed at.

No. 10.  $\times$  *Muehlenbeckia australcompla* = *M. australis*  $\times$  *complexa*.

The two species range throughout the main islands of New Zealand and meet together in many localities as forest-margin lianes. Both are compound species of which the jordanons have not as yet been properly investigated. They appear to hybridize very readily. The occurrence of hybrids was first recorded by COCKAYNE (New Phytol., vol. 22, p. 124, 1923) with an expression of doubt. The status of the forms found in various localities is difficult of determination not merely because of the existence of several jordanons and of hybrids, but because of both species are somewhat heteroblastic in development. Three varieties of *M. complexa* have been described, of which var. *microphylla* (with leaves about 2.5 mm. diam.) is probably a jordanon, but the status of the others needs further investigation in the light of hybridism and heteroblasty.

Here I limit myself to the description of a hybrid form occurring in a small patch of forest near Feilding (Ruahine-Cook Botanical District). The hybrid plants noted were all of very similar characters, differing mainly in degree of development of the inflorescence, and

belong to the group AC. The comparative features of parents and offspring are shown in the following table.

Plant	Shape and size of leaf-blade	Texture of leaf	Apex of leaf	Base of leaf	Branchlets and petioles	Inflorescence
<i>Muehlenbeckia complexa</i> var.	orbicular ± 1 cm. diam.	Rather thick	retuse	truncate	pubescent	2—5 flowered spikes
Hybrid A C	broadly oblong ± 2 cm. by ± 1.5 cm.	rather thin	obtuse, minutely apiculate	slightly sub-cordate	pubescent	± 10 flowered spikes
<i>Muehlenbeckia australis</i> var.	ovate-oblong ± 5 cm. by ± 3.5 cm.	very thin	acuminate	sub-cordate	glabrous	large panicles



FIG 5.  $\times$  *Parsonsia heterocapsa* G, H, I, K of table.



FIG. 6. *Muehlenbeckia asutracompla*. A, *M. complexa*; B, hybrid; C, *M. australis*.

No. 11.  $\times$  *Ranunculus Buchthomsonii* = *R. Buchanani*  $\times$  *Scott-Thomsonii*.

*Ranunculus Scott-Thomsonii* was recently discovered by Messrs. J. SCOTT THOMSON and G. SIMPSON during an expedition to Rough Peaks (near boundary between South Otago Botanical District and Fiord Botanical District. The species occurs on very coarse angular debris derived from adjacent rock cliffs on which *R. Buchanani* grows. *R. Scott-Thomsonii* has more or less orbicular leaves cut to the bases into three lobes. The lobe margins are rather deeply crenate with a few shallower crenations. The *T. Buchanani* of this locality has much dissected leaves, but the segments are coarser and broader than in the form illustrated under the previous number. It resembles  $\times$  *R. Mathewsii*, and further investigation is to be made as to its exact status. The hybrids, of which I have leaf-material only, show distinct diversity in the degree of lobing. Four examples are illustrated, two leaning towards *Scott-Thomsonii*, and being of about formula  $S_3$  and  $S_1$ , while the other two lean towards *Buchanani*, and come into the groups  $B_3$ . A more detailed account is left over till flowering material has been secured.

No. 12.  $\times$  *Ranunculus Buchlyalli* = *R. Buchanani*  $\times$  *Lyallii*.

The existence of this series of hybrids was first recognized by COCKAYNE (The Vegetation of New Zealand, p. 359, 1921). In a later paper (New Phytol., vol. 22, p. 118, 1923) he says „*Ranunculus Lyallii* is of wide range in subalpine herb-fields of the South Island from latitude 42° 30' and it extends to Stewart Island, but *R. Buchanani* is usually found at a higher altitude and on more stony ground; also it is confined to the Fiord Botanical District and parts of the South Otago Botanical District, adjacent thereto. In a few localities the species have come together, and there are to be found many transitional forms between them, as exhibited in combinations of the huge peltate entire leaf of *Lyallii* and the smaller reniform ternatisect leaf of *Buchanani*. The large flowers also betray the *Lyallii* relationship." CHEESEMAN (Manual N. Z. Flora, p. 1133, 1906) described his *R. Matthewsii* from scanty material sent to him by H. J. MATTHEWS from Mount Earnslaw, and maintains the species in the second edition of the Manual. But it is clear that the specimens so named belong to the hybrid series here discussed, and come into the group of about formula  $B_3$ . Of the hybrids

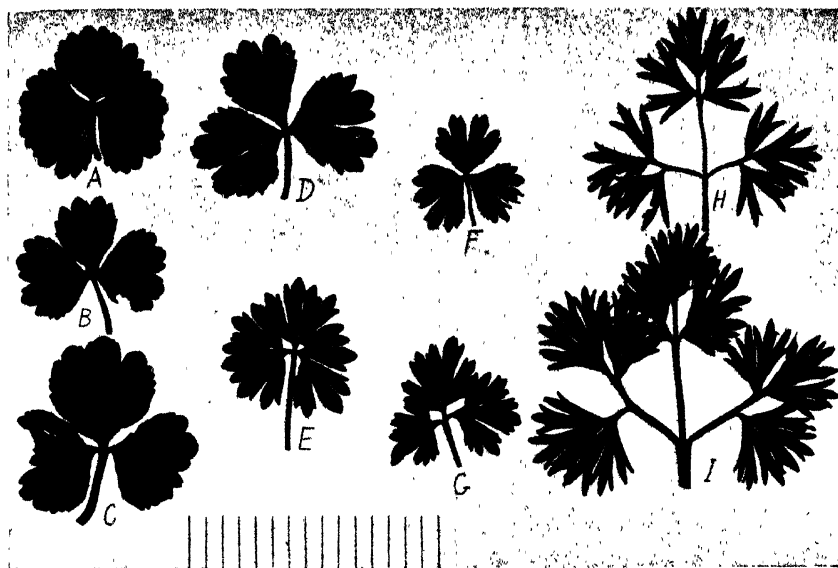


FIG. 7. - *Ranunculus Buchthomsonii* A, B, C *R. Thomsonii* H, I, R  
*Buchananii* D, E hybrids approaching *Thomsonii*, F, G hybrids  
approaching *Buchananii*

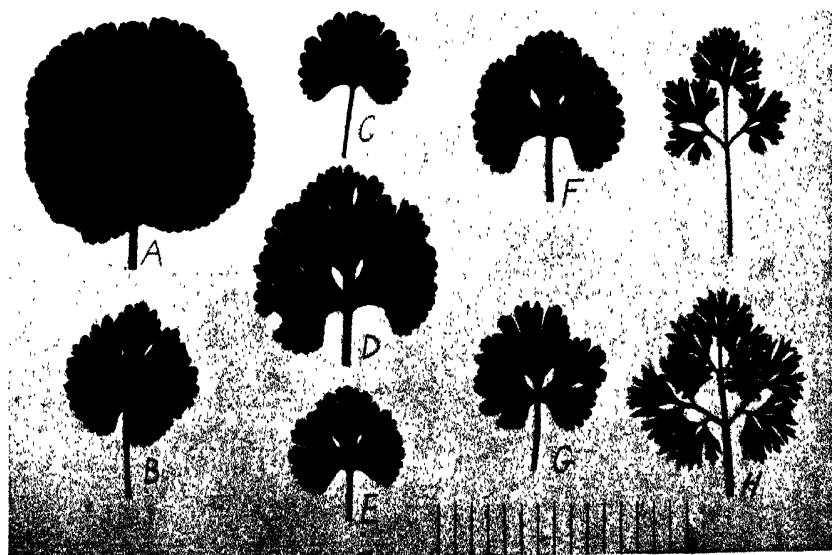


FIG. 8. × *Ranunculus Buchlyallii*. Lettering as in table.

I have leaves only, of a few forms, kindly sent to me by Messrs. J. SCOTT THOMSON and G. SIMPSON from the Smith Otago Botanical District.

The table shows the points of difference.

Plant	Formula	Leaf outline Leaf dia- meter	Marginal Toothing	Degree of lobing	Basal sinus
<i>Ranunculus</i> <i>Lyallii</i> A	L	orbicular 14 cm	shallow crenatures	none crenatures at apex and base slightly deeper	None leaf peltate
B	L <sub>4</sub>	reniform- orbicular 8 cm.	rather deeper crenatures	2 narrow lobes $\frac{1}{3}$ way to base	deep rather narrow
C	L <sub>2</sub>	broadly reni- form 6.5 cm.	crenatures deep, almost lobes	crenatures towards apex almost lobes	broad shallow
D	LB	broadly reni- form 10.5 cm.	crenatures deep	3 lobed almost to base, with lobes a- gain divided $\frac{1}{3}$ way to base	broad shallow
E	L <sub>2</sub>	reniform 7 cm.	shallow crenatu- res with some deeper	3 lobed to $\frac{2}{3}$ way to base	broad shallow
F	L <sub>1</sub>	broadly reni- form 9 cm.	rather shallow crenatures	3 lobed to $\frac{2}{3}$ way to base	broad rather deep
G	B <sub>3</sub>	orbicular- reniform 8 cm.	crenatures most- ly replaced by lobes	3 lobed almost to base, main lobes a- gain divided $\frac{1}{3}$ way to base	rather narrow deep
H <i>Ranunculus</i> <i>Buchanani</i>	B	reniform (two rather small leaves shown) 11 cm.	ultimate seg- ments narrow -triangular	ternatisect, main segments stalked and again deeply divided into narrow segments	

# THE NUCLEOLAR GLOBULES REGARDED AS BEARERS OF STIMULATING OR FINISHING MATERIALS OF THE GENES <sup>1)</sup>

by

WILLEM EDUARD DE MOL  
(received Jan. the 5th 1927)

Each variety of *Hyacinthus orientalis* possesses the potency of being able to develop a certain number of nucleoli in its somatic nuclei. This number is genetically determined.

It was ascertained in more than 14 millions of cells, of more than 800 diploid seedlings, originating from the cross *Hyacinthus orientalis* var. *Gertrude* ♀ × var. *Yellow Hammer* ♂ (both also diploid) that this number was *two*. The nucleoli had the same size. As a rule the germ-root (radicula) was examined, in some cases the germ-stem (internodium hypocotylum). A germ-root consists of 50 cross-sections of 20 μ on an average. Each section contains 360 cells averagely.

The somatic nuclei of *Gertrude* and *Yellow Hammer* were characterized at the same manner by two nucleoli of the same size. Together with these 2 diploid commercial varieties, 30 diploid commercial varieties, viz. 25 Dutch varieties, 1 French variety, 3 different hybrids of a French variety and two Dutch varieties, and 1 Italian variety were examined. Among the 25 Dutch varieties occurred 5 somatic variations together with their mother-variety. These somatic variations differed in flower-colour, in flower-shape (double flowering) or in flowering-time from their mother-variety. Of these 30 varieties a total of approximately 2 millions of cells, of 5401 cross-sections, of 145 roots, originating from 63 bulbs, were examined. Besides, the nuclei of the flower-leaves and of the flower-buds of 2 of the mentioned varieties were exam-

---

<sup>1)</sup> Report given at the Bi-weekly Genetics Seminar in the Laboratory of Professor T. H. Morgan, Columbia University, New York City, May the 27th, 1926.



ined. In all the somatic nuclei *two* nucleoli of the same size could develop and not more than *two*.

Thereat, more than 3 millions of cells, in 8958 cross-sections, of 11 triploid commercial varieties were examined; further 46 longitudinal sections; altogether of 69 roots, originating from 67 bulbs. Finally cross-sections of the flowers of 2 of these varieties. Among these 11 triploid varieties occurred 6 somatic variations together with their mother-variety in which they differed in flower-colour, flower-shape (double flowering) or size. These triploid varieties were characterized by the potency of being able to develop *three* nucleoli of the same size. The number never exceeded *three*.

Finally the research was extended to 11 aneuploid varieties: more than  $\frac{3}{4}$  million of cells, in 2232 cross-sections, from 35 roots, originating from 28 bulbs. Among these 11 varieties 2 somatic variations with their mother-variety occurred. The highest numbers of nucleoli which developed were *three* or *four*, so that the varieties with the lowest number of chromosomes (hypotriploid varieties) were characterized by *three*, and the varieties with the highest number of chromosomes (hypertriploid and hypotetraploid varieties) by *four* nucleoli.

The author has named the nucleoli *complex* or *simple* according to their ability to fragmentation, whether or not. He speaks of a dinucleolar variety when the highest number of simple nucleoli is two; &c..

After an ample and detailed examination it was evident that the size of the simple nucleoli of the Diploids, Triploids and Aneuploids is the same or that the measurements deviate so little that the differences are not easily to ascertain. Herewith the conclusion is connected that the size of the complex nucleoli is different according to the fact that the variety is di-, tri- or tetra-nucleolar.

Only two genetically determined exceptions were found in the uniformity of the measurements of the nucleoli, viz. in two different hypotriploid dwarf-varieties, originated by somatic segregation from a triploid variety. Here two nucleoli occurred one of which was equal to the mentioned simple nucleoli, *while the other one was much smaller*.

When the chromosomal complement of a somatic variation did not differ from that of its mother-variety, the nucleolar composition also agreed. This happened too when a constant difference in cell-size had appeared as a result of somatic segregation.

From the fact that in a triploid variety and in two of its (triploid)

somatic variations — there were no more examined — the development of three simple nucleoli was an exception in stead of a rule, one may perhaps conclude that the fragmentation of the complex nucleolus proceeds more easily in one variety than in some other one.

It is impossible to increase the genetically determined number of simple nucleoli *temporarily* by external circumstances, no more than the number of chromosomes. An other question is whether this number might be increased *permanently* by external circumstances, like the number of chromosomes. The occurrence after all probability of diploid tri-nucleolar and diploid tetra-nucleolar seedlings originated after pollinating the flowers of a diploid di-nucleolar variety (*Gertrude*) with the pollen — which had been exposed to abnormal conditions — also of a diploid di-nucleolar variety (*Yellow Hammer*), gives rise to this question.

The presence of many ellipsoidal and dumb-bell shaped nucleoli is a sign that the nucleoli are vividly in dividing-action. Very striking in such cases is for instance the difference at first sight in the aspect of a section of a tetra-nucleolar and of a di-nucleolar variety, especially of one of the Dwarfs.

Frequent fragmentation of the nucleolus never occurs when the nuclei themselves are not vividly dividing. If the root-meristem is put into such condition that mitosis is almost entirely stopped, then one observes practically no fission of the nucleolus. Hence it probably follows that the division of the nucleolus and that of the chromosomes are in close relation to each other.

If during interphase the highest number of simple nucleoli is not obtained, a kind of reviving of the dividing-action occurs during prophase.

The circumference and the weight of the bulb and the thickness of the root do not exercise influence on the number of simple nucleoli in the nuclei of the roots nor do the facts that the bulbs originate from hollowed-out bulbs or from bulbs cut radically; this does the cell-size of the meristem-cone. In the largest cells nuclei with the highest number of simple nucleoli are found most often. However this comparison may not be extended to an other tissue, e. g. the calyptra. Here cells and nuclei often are much smaller than those of the meristem-cone, but nevertheless the highest number of simple nucleoli is often found. In many cases they are characterized by very small measurements. As

the nuclei of the plerome-cells mostly are characterized by a small diameter and a large length, it often seems in cross-sections that they had not developed the highest number of simple nucleoli.

It could be ascertained with great probability at a diploid, a triploid and an aneuploid variety that in the root-tips of outdoor-cultures and in those of roots which were still only a few c.m. long the highest number of simple nucleoli occurred much more often than in the roots of pot-cultures and of glass-cultures which had already grown long and had grown against the wall.

The time of fixing (time of the day; time of the year) and the circumstances in which the bulbs are being found during fixing (in cold frame; in hothouse; taken from cold frame and placed near the stove; the pots dug up from the ground and put in the garden-path) can be of influence in so far only that more or less nuclei are in mitosis and thereby in many or few nuclei the highest number of simple nucleoli has developed or is originating whether or not by fragmentation.

The influence of the fixatives used did not go farther than that the nucleoli and their clear areas assumed larger measurements (alcohol glacial acetic acid) or smaller measurements (chromic acid; Flemming's fluid, weaker solution) and contrasted either more or less clearly against the outline; that the nucleoli, among other things as a result of being larger or smaller, were stained more lightly or more darkly; that the nucleoli had a more natural (i. e. more uneven, with smaller and larger projectings) or a more unnatural (i. e. smooth, without projectings or strands, often spherical) aspect.

If before or during prophase the highest number of simple nucleoli has not developed, there is nevertheless every appearance of identifying the components of the complex nucleolus as being the same as the simple nucleoli. The development of the highest number of simple nucleoli therefore rather indicates the existence than the originating of those complements.

The occurrence of two simple nucleoli in the Diploids and three in the Triploids gives occasion to the surmise that originally a simple nucleolus forms a unit with a haploid set of chromosomes. The appearance of three resp. four nucleoli, also when the three resp. four sets of chromosomes are not completely present — in the Aneuploids —, makes us think that one simple nucleolus or at least a part of it, or its precur-

sor is more closely related to one chromosome or some chromosomes than to the remaining ones of the same haploid set.

In another paper which will be printed shortly, the author already stated how he considers this relation. The above-mentioned facts, tested to the literature, have been described in detail in two papers with figures which are in the press now.

The origin of the nucleoli and their disappearing may be mentioned concerning a diploid nucleus.

In the telophase-stage at the beginning of the alveolation of chromosomes the nucleolar material demonstrates itself as two smaller spheroids or of one larger one which possibly is the result of an early confluence of the two smaller ones. The author looks upon these as the two 'original masses' of the nucleoli. Everywhere in the constituting reticulum, small darkly coloured globules now appear which in the slides, as the 'original masses', are surrounded by a clear area. They direct themselves to the 'original masses'. It is clearly observed that one or more of these globules join. The originating nucleoli have an amoeboid appearance. Sometimes some globules, more or less regularly ranked within some distance, direct themselves to the nucleoli. By the time that the nuclear reticulum has established itself, the globules as a rule have united. Sooner or later, if one complex nucleolus has formed, this is followed by fragmentation of this one into two simple nucleoli. In the prophase-stage the globules are taken up into the chromosomes. During interkinese or resting-stage they sometimes remain recognizable as intranucleolar bodies coloured more darkly than the surrounding material.

It was often observed that the nucleoli were still completely present when the chromosomes already possessed their normal volume or nearly so. Hence, as well as from the fact that the globules have strikingly slight measurements in proportion to the thickness of the chromosomes, the conclusion may perhaps be drawn *that they do not play an integral part in the material building up of the chromosomes.*

This also clearly demonstrated itself when a globule 'was late', as it were, to be taken within a chromosome. *It then remained communicated with the end of an arm of a chromosome, as a satellite or trabant.*

*In the metaphase-stage its diameter was considerably smaller and its colour mostly paler than the chromosome. Its appearance completely cor-*

*responded with satellites which have been observed more regularly, amongst others on the chromosomes of Hyacinthus romanus (Bellevallia romana).*

1st. The manifestation of this tendency, as it might be called, of the nucleolar globules to be distributed to the daughter-nuclei *especially by the chromosomal mechanism*;

2nd. *the genetic constancy of number and size of the simple nucleoli*, possibly due to containing a definite number of globules of one and the same size,

has caused the author to suppose that it should not at all be excluded that they may have just as the chromosomes a *far reaching significance in relation to the problem of heredity*.

*The nucleolar globules may after all contain some materials stimulating or finishing the genes, whilst the chromosomal structure is especially adapted to transportation of the genes together with these globules to the daughter-nuclei.* This view need neither be contrary to the factors-analytic method of genetics nor to the physiological theory of heredity.

The argumentation of the bio-mechanic hypothesis of heredity and variation can only be augmented by this conception.

The conclusions would have been much less far reaching, had not the great uniformity of the nucleolar composition of the Diploids, together with the speaking difference with the nucleolar composition of the Triploids and Dwarfs been so very striking.

The writer is indebted to the International Education Board which offered him the opportunity to carry on this research. He also wishes to express his sincere gratitude and appreciation to Professor T. H. Morgan of Columbia University for the exceptional opportunities extended by him and to Professor E. B. Wilson for his benevolent interest.

# MUTATION UND RÜCKMUTATION, ODER SPALTUNG?

von H. N. KOOIMAN

## I

Es ist wohl nicht nötig hier ausführlich auf die Geschichte des Mutationsbegriffes einzugehen. LOTSY hat ja im siebenten Bande der *Genetica* eingehende Kritik auf dieses verwirrte Gebiet geübt. Ich möchte mich daher zu einigen wenigen einleitenden Worten beschränken.

Bekanntlich ist Mutation nach DE VRIES entweder Neubildung bzw. Verlust, oder Zustandsänderung eines Pangens und ich möchte hier dringlichst betonen, dass die Anwendung des Mutationsbegriffes zur Bezeichnung dieser Gruppe von Veränderungen beschränkt bleiben sollte. Leider ist aber eine sehr erweiterte Definition daneben entstanden, die sehr viele und recht wesensverschiedene Vorgänge umfasst. Diese erweiterte Definition hat WHITE kaum zweideutig in den folgenden Worten gegeben: „Mutation may be defined as variation that cannot be accounted for through changes in environment or through crossing“. Dabei verliert man aber nur zu leicht aus dem Auge, dass in dieser Definition „that cannot be accounted for“ recht wörtlich zu nehmen ist und keinesfalls äquivalent sein darf mit „that we cannot be account for“.

Neben dieser Auffassung finden wir aber noch eine andere, wie diese von ERNST verteidigt worden ist, nml. dass Mutationen zumal als Bastardierungsfolge auftreten dürften. Wenn man nun darin statt „Mutationen“ lesen dürfte: genotypische Veränderungen, welche nicht den Charakter von Neukombinationen von Faktoren darstellen“ so wäre diese Auffassung vielleicht richtiger definiert.

Ich möchte aber nicht näher auf die Definitionsfrage eingehen und mich beschränken zu einer näheren Besprechung der Frage ob es möglich ist die Existenz von Mutationen nach der DE VRIES'schen Definition, d. h. von Faktormutationen, einwandfrei zu beweisen.

Sämtliche Einwände gegen etwaige Beweise derartiger Vorgänge dürften zusammengefasst werden in der wenigstens zeitweisen Unbeweisbarkeit absoluter Homozygotie. Tatsächlich ist uns für die Reinheit irgend einer Inzuchtlinie kein einziger Beweis bekannt. Die „reine Linie“ JOHANNSENS ist bloss ein Begriff, deren Verwirklichung wir nachstreben können, deren Erreichung fast ausgeschlossen erscheint und deren Nachweis vorläufig eine Utopie ist. Vielleicht gelingt es uns in Zukunft aus haploiden Pflanzen wie der *Datura BLAKESLEE's* Homozygoten zu züchten, die wirklich rein sind und genotypisch nur einheitliche Nachkommen haben, was nur unter wenigstens dieser Bedingung der Fall sein dürfte, dass eine solche Art einwandfrei diploid wäre. Abgesehen von dieser Möglichkeit ist aber die einzig mögliche Weise in der man die Erhaltung homozygoter, sog. „reiner Linien“ anstreben kann, strengste Inzucht. Wir haben daher, und das wird die Aufgabe dieser Zeilen sein, die Frage zu beantworten inwieweit Inzucht zur Erhaltung homozygoter Formen führen kann.

Bekanntlich führt strengste Inzucht in vielen Fällen entweder zur Schwächung der Nachkommen oder zur ganzen oder teilweisen Unfruchtbarkeit. In manchen Fällen ist Selbstung erfolglos, in andern Fällen, wie z. B. bei *Veronica syriaca*, ist neben Selbstung auch die Kreuzbefruchtung von bestimmten Individuen ausgeschlossen, und schliesslich gibt es auch Arten bei denen die teilweise Unfruchtbarkeit sogar Artmerkmal geworden ist, wie es bei manchen *Oenotheren* der Fall ist. Bekanntlich hat diese Erscheinung dazu geführt, dass die meisten *Oenotheren* dauernd heterozygot sind und man wird das in allen Fällen annehmen müssen, für die eine faktorielle Erklärung der Selbststerilität acceptiert wird. In vielen Fällen ist eine solche faktorielle Erklärung mehr oder weniger befriedigend gelungen, in andern Fällen wie z. B. bei *Verbascum phoeniceum* scheinen die Verhältnisse etwas verwickelter zu liegen und ist eine Erklärung noch nur andeutungsweise möglich. In manchen Fällen gibt es sogar noch keine Andeutungen für eine solche Erklärung, aber auch kaum eine Andeutung, dass die Sterilitätserscheinungen nicht faktoriell bedingt wären. Jedenfalls ist es angebracht, überall dort wo sich Sterilität kenntlich macht der Möglichkeit Rechnung zu tragen, dass die Sterilität, wenigstens zum Teil, als Nicht-Verwirklichung von homozygoten Formen zu deuten wäre.

BAUR hat nun — um ein Beispiel an einem Geschlecht hervorzuheben, dass hier wiederholt diskutiert werden wird — die

Inzuchtswirkung bei *Antirrhinum* ziemlich ausführlich beschrieben. Für die wilden Arten gilt folgendes: die meisten sind selbststeril, andere mehr oder weniger selbstfertil, und in solchen Arten wirkt jedoch ebenfalls die Selbstbestäubung viel langsamer wie Fremdbestäubung. Ueberdies zeigt Selbstbestäubung „bei allen . . . selbstfertilen wilden Arten eine deutliche Schwächung gegenüber Nachkommen aus Fremdbestäubung“. Ausnahme macht nur *Antirrhinum siculum*. Im Falle von *A. latifolium* und *Antirrhinum tortuosum* war die Schwächung nach einmaliger Selbstung recht deutlich und zeigten sich die Nachkommen völlig selbststeril.

Für die Gartenrassen ist ebenfalls die Wirkung des eigenen Pollens langsamer als die fremden Pollens. Selbststerilität tritt ebenfalls auf, und zwar zeigen sogar, „die scheinbar völlig selbstfertilen Gartenrassen immer noch einen gewissen Grad von Selbststerilität“. Schliesslich zeigt sich auch immer Nachkommenschwächung als Folge der Inzucht, wenngleich nicht immer gleich stark ausgesprochen. Diese Inzuchtswirkung ist häufig bis zu fünf Generationen progressiv, die Sippe bleibt weiter meistens unverändert.

Was nun die Erklärung der Selbststerilität betrifft, so ist man darüber bis jetzt in diesem Falle noch recht im Unklaren. BAUR äussert sich darüber folgendermassen: „Der Versuch, die Inzuchtswirkung mit der Zunahme der Homozygotie in Beziehung zu bringen, befriedigt nicht. In jeder grossen  $F_2$ -Generation aus einem geselbsteten  $F_1$ -Individuum muss ein Teil der Individuen ebenso heterozygot sein, wie die  $F_2$ -Pflanze selbst. Wenn also die Inzuchtsdegeneration dem Grade der Homozygotie entspräche, so müssten in  $F_2$  die Nachkommen sehr ungleich „degeneriert“ sein, und es müsste vor allem möglich sein, die Inzuchtswirkung dadurch zu vermeiden, dass man scharf „nach nicht degeneriert“ hin selektioniert. Ich habe das mehrfach versucht, aber die Inzuchtsdegeneration lässt sich dadurch nicht aufhalten.“

Wir ersehen daraus, dass es für die Erklärung der Inzuchtsdegeneration noch nur recht dürftige Anhaltspunkte gibt. Ob und in wie weit die Erscheinung faktoriell bedingt ist lässt sich nicht einsehen, nur ist es wichtig, dass nach BAUR der Grad der Inzuchtsdegeneration nicht, dem Grade der Homozygotie zu entsprechen scheint. Auch eine Erklärung der Sterilitätserscheinungen steht noch aus, nur sei hier bemerkt, dass FILZER eine Erklärung für einen Fall von Sterilität bei *Antirrhinum* andeutet, in Anschliessung an die faktorielle Erklärung der Verhältnisse



innerhalb der Art *Veronica syriaca*. Es zeigt sich daraus wohl, dass sogar generationenlange ingezüchtete Linien der Gattung *Antirrhinum* nicht als homozygotisch angesehen werden dürfen, dass es vielmehr ein recht wichtiges Argument gegen dieser Reinheit gibt.

Abgesehen aber von diesen besonderen Gründen ist es nicht leicht eine Linie von vorzugsweise fremdbefruchtenden Organismen rein zu züchten. Ganz allgemein wird ein jedes Individuum einer derartigen Species polyheterozygot sein, ein Zustand, der sich nicht immer in auffallenden Unterschieden zwischen den Nachkommen eines solchen Individuums zu zeigen braucht; in den meisten Fällen mögen diese Unterschiede recht winzig sein, bzw. phänotypisch nicht zur Äusserung kommen. Es ist dabei aber nie ausgeschlossen, dass irgend eine seltene Kombination solcher Faktoren eine weit beträchtlichere Abweichung hervorrufen könnte. Und gerade diese winzigen Unterschiede sind für das Problem äusserst wichtig, weil die künstliche Zuchtwahl nur auf die augenfälligen Merkmale hin selektioniert. Es ist daher nicht ausgeschlossen, sogar nicht unwahrscheinlich, dass in einem *Antirrhinum*-Individuum, das diploid 16 Chromosomen aufweist, nicht ein einziges absolut gleiches Paar vorkommt. Wenn ich nun annehme, dass 1—8 Chromosomenpaare sich in einem einzigen Faktor von einander unterscheiden, dass kein einziger dieser Faktoren im homozygotischen Zustande die Lebensfähigkeit beeinträchtigt, kurz, dass sämtliche möglichen Komplikationen fehlen, so lässt sich das Resultat der Inzucht leicht in Wahrscheinlichkeiten ausdrücken. Ich gebe in der nachfolgenden Tabelle die Wahrscheinlichkeiten des Auftretens 1—8-hybrider Nachkommen in der 1—10ten Inzuchtsgeneration. Diese Wahrscheinlichkeiten lassen sich errechnen aus der Entwicklung der allgemeinen Formel

$$\frac{1}{2}nx[1 + (2^n - 1)]^x \times 100 \%.$$

in der x die Anzahl der Faktoren angibt, für die ein Ausgangsindividuum heterozygot war, n die Zahl der Inzuchtsgenerationen. Diese Formel gibt auch die Zusammenstellung einer Population von selbstbefruchtenden Individuen wieder, welche aus einem x-hybriden Individuum hervorgeht.

TABELLE 1

Ausgangs- pflanze	Nach- kommen	Inzuchtsgeneration									
		1	2	3	4	5	5	7	8	9	10
1-Hybride	1-Hybr.	50.00	25.00	12.50	6.25	3.12	1.56	0.78	0.39	0.20	0.10
	Homozyg.	50.00	75.00	87.50	93.75	96.87	98.44	99.22	99.61	99.80	99.90
2-Hybride	2-Hybr.	25.00	6.25	1.56	0.39	0.08	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00
	1-Hybr.	50.00	37.50	21.87	11.72	6.06	3.09	1.55	0.78	0.39	0.19
	Homozyg.	25.00	56.25	76.56	87.89	93.85	96.90	98.44	99.22	99.61	99.81
3-Hybride	3-Hybr.	12.50	1.56	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2-Hybr.	37.50	14.06	4.10	1.10	0.28	0.07	0.02	0.00	0.00	0.00
	1-Hybr.	37.50	42.19	28.71	16.48	8.80	4.54	2.30	1.16	0.58	0.29
	Homozyg	12.50	42.19	66.99	82.40	90.97	95.39	97.67	98.83	99.42	99.71
4-Hybride	4-Hybr.	6.25	0.39	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3-Hybr.	25.00	4.68	0.68	0.09	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2-Hybr.	37.50	21.09	7.17	2.06	0.54	0.14	0.04	0.01	0.00	0.00
	1-Hybr.	25.00	42.18	33.50	20.60	11.36	5.96	3.05	1.53	0.78	0.39
	Homozyg.	6.25	31.64	58.62	77.25	88.07	93.89	96.91	98.44	99.21	99.61
5-Hybride	5-Hybr	3.12	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	4-Hybr	15.63	1.47	0.11	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3-Hybr.	31.25	8.79	1.50	0.21	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2-Hybr.	31.25	26.37	10.47	3.22	0.89	0.23	0.06	0.01	0.00	0.00
	1-Hybr	15.63	39.55	36.64	24.14	13.76	7.34	3.79	1.92	0.97	0.49
	Homozyg.	3.12	23.73	51.29	72.42	85.32	92.43	96.15	98.07	99.03	99.51
6-Hybride	6-Hybr	1.56	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	5-Hybr.	9.37	0.44	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	4-Hybr.	23.44	3.30	0.27	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3-Hybr.	31.25	13.18	2.62	0.40	0.06	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	2-Hybr.	23.44	29.66	13.74	4.53	1.29	0.34	0.10	0.02	0.00	0.00
	1-Hybr.	9.37	35.60	38.47	27.16	16.00	8.67	4.50	2.30	1.16	0.58
	Homozyg	1.56	17.80	44.88	67.89	82.65	90.98	95.40	97.68	98.84	99.42
7-Hybride	7-Hybr.	0.78	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	6-Hybr.	5.47	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	5-Hybr.	16.40	1.15	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	4-Hybr.	27.34	5.77	0.57	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3-Hybr.	27.34	17.30	4.01	0.66	0.09	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	2-Hybr.	16.40	31.15	16.83	5.94	1.75	0.47	0.12	0.03	0.01	0.00
	1-Hybr.	5.47	31.15	39.27	29.70	18.08	9.95	5.22	2.67	1.35	0.68
	Homozyg.	0.78	13.35	39.27	63.65	80.07	89.56	94.65	97.30	98.64	99.32
8-Hybride	8-Hybr.	0.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	7-Hybr.	3.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	6-Hybr.	10.94	0.38	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	5-Hybr.	21.87	2.31	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	4-Hybr.	27.34	8.65	1.00	0.08	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3-Hybr.	21.87	20.76	5.61	0.99	0.15	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
	2-Hybr.	10.94	31.15	19.64	7.43	2.26	0.62	0.16	0.04	0.01	0.00
	1-Hybr.	3.12	26.70	39.27	31.82	20.02	11.20	5.92	3.04	1.54	0.77
	Homozyg.	0.39	10.01	34.36	59.67	77.57	88.16	93.91	96.92	98.45	99.23

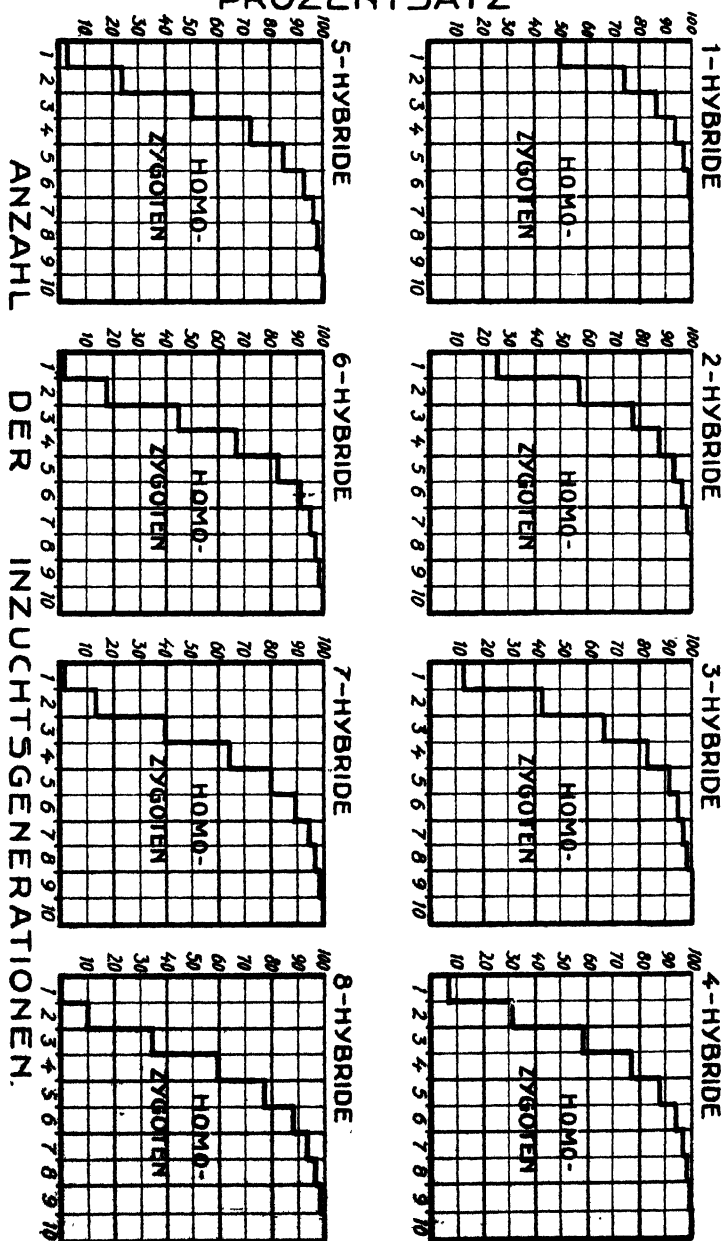
Eine übersichtliche Darstellung der Inzuchtsverhältnisse findet man weiter in der Kurventafel, Seite 549, in der das Verhältnis von Homozygoten und Nicht-homozygoten dargestellt ist.

Es zeigt sich also, dass der homozygote Zustand sich — unter Ausschliessung der künstlichen Zuchtwahl — erst nach einer beträchtlichen Anzahl von Generationen einzustellen vermag.

Nun ist es aber äusserst unwahrscheinlich, dass jedes Chromosomenpaar sich nur in einem einzelnen Faktor ungleich ist, man wird sogar annehmen dürfen, dass die beiden Chromosomen eines Paares sich meistens in mehreren bis vielen Faktoren von einander unterscheiden werden. Das Resultat der Inzucht wird dadurch recht erheblich beeinflusst werden. Ist die Koppelung zwischen zwei Faktoren absolut, so werden sie sich wie ein einziger Faktor betragen, ist die Ueberkreuzung 50%, so betragen sie sich wie 2 freie Faktoren und erhöhen den Wert des Exponenten  $x$  der obigen Formel um eine Einheit, beträgt sie weniger wie 50% so wird das Resultat zwischen diesen beiden Extremen die Mitte halten. In dieser Weise mag aber die Erhöhung des Exponenten  $x$  bereits wegen den Koppelungsverhältnissen innerhalb eines einzigen Chromosomes nicht unbeträchtlich sein. Prinzipiell ändert dieses aber nur in so weit an der Sache, dass dadurch eine befriedigende Wahrscheinlichkeit für die Erhaltung homozygotischer Linien bis in weiter entfernten Generationen verschoben wird. Weiter ist es klar, dass man im Stande ist zu bestimmen wie gross die Anzahl der Inzuchtsgenerationen sein soll um mit befriedigender Wahrscheinlichkeit eine homozygotische Linie zu erhalten, solange die Anzahl der Faktoren, für die eine Ausgangspflanze heterozygot war, uns mit genügender Sicherheit bekannt ist; das Mass fehlt uns aber gänzlich sobald wir der unwiderleglichen Wahrscheinlichkeit der Faktorenkoppelung Rechnung tragen.

Nun ist es recht schwierig zu beurteilen inwieweit die obigen Gründe eine allgemeine Bedeutung haben. Ich möchte jedenfalls auch nicht behaupten, dass mehr als ein geringerer Teil der sog. Mutationen in dieser Weise als nicht verstandene Abspaltungen ins Dasein gelangen. An sich dürften aber die Gründe nicht triftig genannt werden, und es kommt noch dazu, dass man in einfacher Weise nachprüfen kann in wie weit diese Erklärung im einzelnen Falle zutrifft. Im allgemeinen wird es sich nämlich bei den obengenannten „Mutationen“ um abgespaltete Rezessiven handeln, die sich von ihrem unmittelbaren Stam-

# PROZENTSATZ



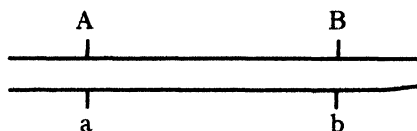
meselter, sowie auch von der Mehrzahl ihrer Generationsschwestern bloss in einem einzelnen Faktor unterscheiden. In den weitaus meisten Fällen werden sie sich aber von weiteren Stammeseltern in um so mehr Faktoren unterscheiden, je grösser die Anzahl der zwischenliegenden Inzuchtsgenerationen ist. Rückkreuzung mit dem unmittelbaren Stammeselter wird also eine 1 : 1 Spaltung ergeben, die mit einem weit entfernten Stammeselter hingegen wird völlige Dominanz des letzteren ergeben müssen und in der folgenden Generation keine Aufspaltung zeigen; vielmehr wird erst eine wiederholte generationenlange Inzucht zur Wiedererhaltung der rezessiven Form führen können.

Ich wiederhole aber, dass auch meiner Ansicht nach die obigen Einwände nur in relativ wenigen Fällen zutreffen dürften. Es hat sich ja gezeigt, dass weitaus die meisten der rezessiven Mutationen als Heterozygoten entstehen. Falls sämtliche Inzuchtsgenerationen aus zahlreichen Individuen bestanden haben, würde eine recht wahrscheinlich auftretende bifaktorielle Spaltung in einer früheren Generation nicht unbeachtet geblieben sein. Die Spalte der Inzuchtsgeneration 1, Tab. S. 542, zeigt uns nämlich was der wahrscheinlichste Verlauf der Inzucht ist. Ausgehend von einer 8-Heterozygote ist dieselbe: 8-heterozygot — 4-heterozygot — 2 heterozygot — 1 heterozygot; ausgehend von einer 7-Hybride: 7-heterozygot — 3-oder 4-heterozygot — 2-heterozygot — 1-heterozygot; usw. Die Wahrscheinlichkeit, dass der triheterozygote Zustand nicht erkannt wird und in der Nachkommenschaft einer 3-Hybride eine 1-Hybride als Samenträger ausgewählt wird bleibt immerhin noch beträchtlich.

Weit wichtiger dürfte aber der folgende Einwand gegen den Beweis des Mutationsvorganges erscheinen. Ich habe oben auf die öfters vorkommende partielle Selbststerilität hingewiesen und auf die mögliche Erklärung derselben durch die Annahme, dass bestimmte Faktoren oder Faktorenkombinationen im homozygotischen Zustande letal wirken. Nun ist es an erster Stelle wahrscheinlich, dass es eigentlich nicht richtig ist von bestimmten letalen Faktoren zu reden. Ein Faktor an sich wird wohl nie eine Wirkung haben können, was wir beobachten ist wohl immer aufzufassen als den Erfolg einer bestimmten Faktorenkonstellation, d. h. also, dass die Wirkung eines Faktors nicht losgedacht werden kann von einem Milieu, das von sämtlichen übrigen Faktoren gebildet wird. So betrachtet ist ein Gen wohl nur letal in einem bestimmten Faktorenmilieu, mag aber in manchen andern Milieus sich

nicht letal äussern. Es wäre somit richtig immer von letalen Konstellationen zu reden.

Wenn man sich nun vorstellt, dass eine Pflanze in Bezug auf ein bestimmtes Chromosomenpaar folgendermaassen konstituiert ist,



und man nimmt an, dass die Konstitutionen  $AB-AB$  und  $ab-ab$  nicht lebensfähig sind, dann wird, falls eine ziemlich starke Koppelung zwischen  $A$  und  $B$ ,  $a$  und  $b$ , besteht, die Konstitution  $AB-ab$  unter den Nachkommen einer solchen Pflanze vorherrschen. Dieser Zustand ist bei den *Oenotheren* bekanntlich sehr allgemein. In einem solchen Falle ist uns deshalb nur die Wirkung von  $A-B$ , je in einfacher Dosis, und in Verbindung mit einer mehr oder weniger bestimmten Faktorenumwelt bekannt. Während zahlreichen Inzuchtgenerationen mag dieser Zustand unverändert bleiben, sei es, dass der Koppelungsgrad so stark ist, dass Ueberkreuzungsindividuen überhaupt in den gezüchteten Generationen nicht verwirklicht sind, sei es, dass wir ihrer Geringheit an der Zahl wegen, wiederholt nur Nichtüberkreuzungsindividuen als Sameneltern ausgewählt haben. Wir bekommen also, wegen der Einheitlichkeit der Nachkommenschaften den Eindruck als sei die Linie weitgehend reingezüchtet. Nun trifft aber in einer folgenden Generation unsere Auswahl ein Individuum, das aus der Vereinigung einer Ueberkreuzungsgamete  $Ab$  oder  $aB$ , mit entweder  $ab$  oder  $AB$  hervorgegangen ist. Es werden daraus die nachfolgenderweise konstituierten Pflanzen hervorgehen können:  $AB-ab$ ,  $AB-aB$ ,  $ab-Ab$ ,  $ab-aB$ , also jedenfalls Monohybriden. Diese Mutterpflanzen geben nun nach Selbstung

- 1)  $AB-Ab \rightarrow 1Ab-Ab : 2AB-Ab$
- 2)  $AB-aB \rightarrow 1aB-aB : 2AB-aB$
- 3)  $ab-Ab \rightarrow 1AB-Ab : 2ab-Ab$
- 4)  $ab-aB \rightarrow 1aB-aB : 2ab-aB$ .

Es hängt nun von der Wirkung dieser Komplexe ab, ob sich die „Mutation“ als vereinzelt Individuum in Mitte einer Mehrzahl von Mutterähnlichen Individuen zeigt, oder massenhaft als Aufspaltungsprodukte eines Heterozygoten. Sämtliche Möglichkeiten sind in den obi-

gen Formeln enthalten. Ich brauche dazu nur anzunehmen, dass 1) als vereinzelte dominante Mutante auftritt, 2) dagegen mutterähnlich ist und  $aB \rightarrow aB$  als rezessive Form abspaltet, oder auch, dass 3) oder 4) vereinzelt auftretende rezessive Mutanten sind und phänotypisch einheitliche Nachkommenschaften erzeugen.

Man könnte dagegen einwenden, dass sodann die Spaltungsverhältnisse von der üblichen monohybriden abweichen. Dieser Umstand ist aber nicht so wichtig, wie es auf den ersten Anblick erscheinen mag. Wenn wir z. B. wieder die Ergebnisse BAUR's heranziehen, so zeigt es sich, dass an erster Stelle nur in wenigen Fällen genaue Zahlen angegeben sind (meistens gibt BAUR an, dass die Spaltung ungefähr 3 : 1 war), und dass, wo Zahlen angegeben sind, diese meistens recht klein sind und überdies noch beträchtliche Abweichungen zu Gunsten des 2 : 1-Verhältnisses zeigen. Es ist verständlich, dass die Nachkommenschaften in den meisten Fällen recht klein gewesen sein mögen wegen Inzuchtsschwächung und Selbststerilität. Weiter droht hier die Gefahr, dass in diesem Zustande der relativ recht hohen Selbststerilität und damit wohl einhergehender beträchtlich verlangsamter Pollenkeimung und Pollenschlauchwachstum Zertationserscheinungen eine wesentliche Rolle spielen dürften.

Dass in bestimmten Fällen die Letalität eine wichtige Rolle spielen dürfte möchte ich an Hand eines ebenfalls an BAUR's Arbeit entlehnten Beispiels erläutern. Ich möchte aber im voraus bemerken, dass, wenngleich BAUR manche derartigen Beispiele von Mutationsvorgängen gibt, dieselben meines Erachtens keinesfalls eine wichtige Stütze für die Mutationshypothese abgeben können, weil hier die „Mutanten“ immer in einer der nächsten Generationen nach Kreuzung zweier „reinen Linien“ auftraten.

Aus Kreuzung zweier während fünf Generationen ingezüchteten Sippen ging eine Pflanze hervor, die geselbstet 2 *crispa*-Individuen und 61 normale Pflanzen aus den Samen einer Frucht erzeugte, aus einer andern Frucht nur 90 normale Pflanzen. Diese *crispa*-Individuen waren heterozygot und spalteten in 47 *crispa*: 20 normal und 48 *crispa*: 26 normal auf, also ungefähr im 2 : 1 Verhältnisse. Reine *crispa* traten nicht auf und das *crispa*-Merkmal zeigte sich dominant gegenüber normal. Die zur Kreuzung verwendete Mutterpflanze gehörte der bekannten *aurea*-Sippe an. Nun zeigte sich, dass in der Nachkommenschaft der Kreuzung *crispa*-Heterozygote  $\times$  *aurea* die Kombination *crispa*-

*aurea* nicht ausgebildet wird. Aus diesen Ergebnissen schliesst BAUR nun 1), dass die durch Kreuzung entstandene Mutterpflanze cri cri gewesen sein muss, weil *crispa* dominiert, dass diese Pflanze einzelne Cri-Gameten ausgebildet haben muss, welche in Vereinigung mit normalen cri-Gameten die heterozygoten Cricri Individuen erzeugt haben. 2), dass die Kombination Cri-Cri nicht zur Entwicklung gelangen kann, der Cri-Faktor folglich letal wirkt. Das ist in Uebereinstimmung mit den Kreuzungsergebnissen von *crispa*  $\times$  glatt, wobei BAUR stets ungefähr das Verhältnis von 1 *crispa* : 1 glatt erhielt. 3) dass Individuen welche für beide Letal-faktoren, N und Cri, heterozygot sind nicht lebensfähig sind. (n ist der *aurea*-Faktor und wirkt in doppelter Dosis letal).

Es lässt sich aber auch eine gänzlich abweichende Erklärungsmöglichkeit ableiten. Wenn ich annehme, dass die beiden Inzuchtslinien durch aB—aB (normal) und Ab—ab (*aurea*) vorgestellt werden können, so entsteht aus deren Kreuzung, neben aB—ab (normal), auch

aB—Ab (normal).

Wir sehen nun, dass uns in Bezug auf die Häufigkeit der crossing-over zwischen den Faktoren A und B innerhalb der reinen Linien nichts bekannt werden konnte. Nehmen wir nun an, dass durch einen Ueberkreuzungsvorgang vereinzelte AB-Gameten ausgebildet werden, so werden sich (neben andere) vereinzelte AB—aB-Individuen neben den normalen entwickeln können. Ich nehme nun an, dass dieselben die heterozygoten *crispa*-Individuen darstellen. Weiter nehme ich an, dass die Gruppe AB identisch ist mit dem BAURschen Cri-Faktor und also in doppelter Dosis letal wirkt. Die geselbstete AB—aB-Pflanze wird nun liefern:

2 AB—aB (heter. *crispa*) : 1 aBaB (normal).

Ich habe somit angenommen, dass „normal“ durch mehrere verschiedene Formeln dargestellt werden kann, was wohl kaum zweifelhaft ist, weil normal in diesem Falle bloss nicht-*crispa* und nicht-*aurea* bedeutet. Weiter geht aus den angegebenen Formeln, Ab—ab für *aurea* und AB—aB für *crispa*, auf einmal hervor, weshalb die Kombination der beiden Merkmale unmöglich ist. Nun möchte ich keineswegs behaupten, dass die tatsächliche Erklärung der von BAUR beschriebenen Verhältnisse mit der oben als möglich angegebenen auch nur das geringste gemein haben dürfte. Es ist dieselbe bloss eine Möglichkeit aus unendlich vielen, die nur zeigen soll, wie ein gänzlich anderes Erklä-



rungsprinzip keineswegs ausgeschlossen erscheint. Es ist auch ja gerade deshalb vielleicht nicht bedeutungslos, weil aus diesem Beispiel klar wird, wie man das Auftreten irgend eines dominanten mutativen Merkmals faktoriell erklären könnte.

Nun gibt es weiter noch einen interessanten Fall, den ich kurz besprechen möchte, weil er einen Vorgang von Mutation und Rückmutation vortauscht, und wenn er auch von der Autorin nicht in diesem Sinne interpretiert worden ist, so dürfte es doch in bestimmten Fällen zur Klärung der Verhältnisse beitragen können. Es betrifft die recht unerwarteten Resultate der Untersuchungen GERTRAUD HAASE-BESSELLS an *Digitalis purpurea*. Die untersuchten Arten der Gattung *Digitalis* zeigen fast alle diploid 48 Chromosomen (nml. *D. purpurea*, *micrantha*, *lanata* und *ambigua*), nur *lutea* weist diploid 96 Chromosomen auf. Anscheinend wäre also 24 die Grundzahl der Gattung. Nun zeigte aber der *lutea-micrantha*-Bastard in der Diakinese 36 gut konjugierende Chromosomenpaare, anstatt 24 Paare und 24 Einzelchromosomen. Dieses Verhältnis lässt sich nur erklären durch die Annahme, dass die Grundzahl der Gattung 12 beträgt; die 48-chromosomigen Arten sind somit als tetraploide, die 96-chromosomige als octoploide Species zu bezeichnen. Leider aber haben sich sämtliche Artbastarde als steril erwiesen.

Eingehende Untersuchungen innerhalb der Art *D. purpurea* haben nun recht verwickelte genetische Verhältnisse aufgedeckt. Leider sind die Ergebnisse im allgemeinen nicht derart, dass sie zahlenmässig verwertbar sind, weil die meisten Einzelversuche zu wenig Individuen enthalten haben. Wenn auch deswegen eine endgültige Lösung mancher Probleme vorläufig als unmöglich erscheint, so sind die Ergebnisse prinzipiell von grösster Bedeutung und haben der Autorin veranlasst zu einer beachtenswerten Hypothese.

Für das richtige Verständnis fasse ich hier die wichtigsten Daten und Annahmen der Autorin kurz zusammen.

Die verschiedenen Blütenfarben der *Digitalis purpurea* sind folgende 1. rot, 2. rosa, 3. weiss mit roten Saftmalen (alba dom.), 4. weiss ohne Saftmalen (alba rez.), 5. gelb. Daneben finden sich noch weiss mit zartem roten Schein „Aurora“, u. a.

Zur Erklärung der von ihr erhaltenen Ergebnisse nimmt Verf. die folgenden Faktoren an, wobei sie annimmt, dass diese, wenigstens zum Teil, mit den *Antirrhinum*genen identisch sind:

B, ermöglicht Farbe. b sind Kümmerlinge mit kleinen grünlichweissen Blüten.

Mit C gibt B weiss.

F ist neben B C für die Rotfärbung nötig. Die eigentlichen Rotfaktoren sind Pal<sup>1</sup>, Pal<sup>1b</sup>, Pal<sup>1c</sup> und Pal<sup>1</sup>. Nur zeigt ein B C f Pal-Individuum die rote Farbe in den Saftmalen, ist also alba dom. Daraus ergeben sich die folgenden Formeln:

weissgrüne Kümmerlinge	b C . . . .
alba rez.	B C F pal. oder B C f pal.
alba dom.	B C f Pal.
rote Töne	B C F Pal.

Es zeigten sich aber Spaltungen, die nicht ohne weiteres mit diesen einfachen Annahmen im Einklang sind.

So z. B. spalteten einige geselbsteten alba rez.-Pflanzen alba dom. und purpurea ab. Auch ergab die Kreuzung zweier alba rez. Schwes-terpflanzen ausnahmslos alba dom.-Nachkommen (nml. 198 Stück), die nach Selbstung in der nächsten Generation ebenfalls nur alba dom. erzeugten, abgesehen von einigen wenigen purp. Wiederholt treten vereinzelte Abweicher auf. Eine weitere Stammpflanze „75“ ergab nach Selbstung 56 alba rez., 3 alba dom. Einer dieser alba dom. ergab 2 alba rez. und 5 alba dom., ein zweiter, 6 alba rez., 30 alba dom., 3 rosea alba, 1 rosea, 8 purp.

Es ist nicht möglich weiter in Einzelheiten zu gehen. Prinzipiell wichtig ist, dass, abgesehen von den gelben, die verschiedenen Blütenfarben einander reziprok abspalten können. Beim Studium der Tabellen sieht man nämlich die folgenden Möglichkeiten verwirklicht:

alba rez.	→	alba rez.	alba dom. →	alba rez.
		rosea		alba dom.
				aurora
		alba dom.		rosea alba
		rose alba		rosea
		purp.		purp.
rosea	→	alba rez.	rosea alba →	alba rez.
		alba dom.		alba dom.
				rosea alba
		rosea		rosea
		purp.		purp.

$$\text{purpurea} \rightarrow \left\{ \begin{array}{l} \text{alba rez.} \\ \text{alba dom.} \\ \text{rosea alba} \\ \text{rosea} \\ \text{purp.} \end{array} \right.$$

Verf. nimmt nun an, dass die oben angegebenen Formeln der Hauptsache nach richtig wären. Die Unstimmigkeiten würden hervorgehen aus den Umstände, dass *Digitalis purpurea* eine tetraploide Art ist und also 12 Sätze von 4 homologen Chromosomen enthält. Weiter nimmt sie an, wenigstens in Bezug auf mehrere Faktoren, dass ein doppeltes Vorhandensein nötig ist um Dominanzerscheinungen auszulösen. So wäre z. B. FF dominant gegenüber ff, fff aber gegenüber F. Prinzipiell sind die Tatsachen von dieser Voraussetzung aus erklärlich. Sehen wir uns einmal an wie sich das Material bei Inzucht trägt. Eine (BBBB) FFff (PalPalPalPal)-Pflanze (rot; F ist neben B Voraussetzung für die Wirkungsentfaltung der Pal-Faktoren zur Ausbildung des roten Farbstoffes) produziert die nachfolgenden Gameten:

$$1FF : 4Ff : 1ff$$

und erzeugt folglich, wenn geselbstet:

$$1 \text{ FFFF} : 8 \text{ FFFf} : 18 \text{ FFff} : 8 \text{ Ffff} : 1 \text{ ffff}$$

rot          rot          rot          nicht-rot    nicht-rot

d. h. also rot : nicht-rot im 3 : 1 Verhältnisse.

Eine FFF-Pflanze dieser Nachkommenschaft zeigt phänotypisch keine Aufspaltung, da die Individuen wenigstens 2F in ihren Formeln aufweisen nl. 1 FFFF : 2 FFFf : 1 FFff, wobei erst die geselbsteten FFff-Formen wieder nicht-rote Individuen abspalten können. Dagegen wird eine geselbstete nicht-rote Ffff-Pflanze sich wie ein Monoheterozygot betragen und rote FFff-Formen in ein Viertel der Nachkommenschaft abspalten. Prozentuell geringfügigere Absplattungen ergeben sich natürlich wenn die Anzahl der Faktoren im Spiel grösser ist.

Ich hoffe nächstens noch auf weitere diesbezügliche Fragen zurückzukommen.

# REGISTER

- ABELE, K. 403, 467.  
*Acer* (Chrom. numb.) 429.  
*Aceraceae* (Chrom. numb.) 429.  
*Aconitum* (Chrom. numb.) 406.  
*Adenophora* (Chrom. numb.) 439.  
*Adenostylis* (Chrom. numb.) 439.  
*Aechmea* (Chrom. numb.) 459.  
*Aegilops* (Chrom. numb.) 427, 454.  
 AFZELIUS, K. 440, 441, 467.  
*Ageratum* (Chrom. numb.) 439.  
*Alchemilla* (Chrom. numb.) 415.  
*Alismataceae* (Chrom. numb.) 444.  
 ALLAN, H. H. 155, 369, 525-536.  
 —, G. SIMPSON a. J. S. THOMSON, 375.  
*Allium* (Chrom. numb.) 460.  
*Aloe* (Chrom. numb.) 459.  
*Alopecurus* (Chrom. numb.) 449.  
*Alseuosmia* 525 sq.  
 — *Banksii*, — *linarifolia*, — *macrophylla*, — *quercifolia*, 526.  
*Alstroemeria* (Chrom. numb.) 463.  
*Amaryllidaceae* (Chrom. numb.) 462.  
*Anacamptis* (Chrom. numb.) 464.  
*Ananas* (Chrom. numb.) 459.  
*Andropogon* (Chrom. numb.) 449.  
*Anthoxanthum* (Chrom. numb.) 449.  
*Anthriscus* (Chrom. numb.) 434.  
*Antirrhinum* (Chrom. numb.) 438.  
 —, self-sterility a. Mutation 545 sq.  
*Aquilegia* (Chrom. numb.) 406.  
*Araliaceae* (Chrom. numb.) 434.  
*Arceuthobium* (Chrom. numb.) 404.  
 ARMAND, L. 439, 467.  
*Arnica* (Chrom. numb.) 440.  
 ASCHERSON a. GRAEBNER 325.  
*Asclepiadaceae* (Chrom. numb.) 435.  
*Asclepias* (Chrom. numb.) 435.  
 ASPLUND, E. 438, 467.  
 ATKINSON, E. see: Cockayne 1-44.  
*Atropa* (Chrom. numb.) 436.  
*Avna* (Chrom. numb.) 449 sq.  
 BALLY, W. 454, 467.  
*Balsaminaceae* (Chrom. numb.) 429.  
 BANNIER, J. P. 340, 344, 410, 467.  
 BATESON, W. A. C. PELLEW, 427, 467.  
 — a. SAUNDERS, 486, 491.  
 BAUHIN, C. 177, 325, 394, 396.  
 BAUR, E., 546 sq.  
 BECK VON MANNAGETTA 325.  
 BEER, R. 442, 467.  
 BÉLÄR, K. 406, 467.  
 BELLING, J. 450, 459, 460, 461, 463, 464, 467.  
 — a. BLAKESLEE, A. F. 436, 437, 468.  
*Bertolonia* (Chrom. numb.) 431.  
*Beta* (Chrom. numb.) 405.  
 BILLINGS, F. H. 459, 468.  
 BLACKBURN, K. 405, 406, 468.  
 — a. J. W. H. HARRISON, 403, 404, 415, 417, 419, 421, 422, 423, 425, 468.  
 —, — a. BERGNER 468.  
 BLAKESLEE, A. F. 468, 485.  
 — a. AVERY, 486, 491.  
 — a. J. BELLING, 436, 437, 468.  
 —, — a. M. E. FARNHEM, 436, 437, 468.  
 BLEIER, H. 425, 426, 468-469.  
 BOEDIJN, K. 433, 434, 469.  
 V. BOENICKE, L. 406, 407, 436, 438, 469.  
 BOISSIER, E. 325.  
 BOL, C. J. A. C. 46-154.  
*Bomarca*, (Chrom. numb.) 463.  
 BONHOTE, J. L. a. F. W. Smalley, 53, 57, 79, 113, 115, 116, 117, 118, 120, 121, 122, 124, 125, 129, 133, 134, 135, 149, 153.  
 BONNEVILLE, K. 460, 469.  
 BÖÖS, G. 415, 469.  
 BORGSTAM, E. 435, 469.  
*Borraginaceae*, (Chrom. numb.) 435.  
*Brassica* (Chrom. numb.) 408 sq.  
 BREMER, G. 447, 448, 449, 469.  
 BRIEGLER, 490, 491.  
 BRINK, 490, 491.  
*Bromeliaceae* (Chrom. numb.) 459.  
*Bryonia* (Chrom. numb.) 438.  
 BUBANI, P. 325.  
 BUCHHOLZ, 487.  
 BUHSE, F. 325.  
*Butomaceae* (Chrom. numb.) 444.  
*Butomus* (Chrom. numb.) 444.  
*Cacalia* (Chrom. numb.) 440.  
*Callistricaceae* (Chrom. numb.) 428 sq.  
*Callistriche* (Chrom. numb.) 428 sq.  
*Calycanthaceae* (Chrom. numb.) 406.  
*Calycanthus* (Chrom. numb.) 406.

- VAN CAMP, G. M. 462, 469.  
 CAMPIN, M. G. 436, 469.  
*Cannaceae* (Chrom. numb.) 463 sq.  
*Campanula* (Chrom. numb.) 439.  
*Campanulaceae* (Chrom. numb.) 439.  
*Canna* (Chrom. numb.) 463 sq.  
*Cannabis* (Chrom. numb.) 404.  
 CANNON, W. A. 427, 469.  
*Capsella* (Chrom. numb.) 410.  
*Cappariaceae* (Chrom. numb.) 407.  
*Cardamine* (Chrom. numb.) 410.  
 CARDIFF, J. D. 429, 469.  
*Carex* (Chrom. numb.) 456 sq.  
*Carica* (Chrom. numb.) 431.  
*Caricaceae* (Chrom. numb.) 431.  
*Caryophyllaceae* (Chrom. numb.) 405 sq.  
*Cassia* (Chrom. numb.) 425.  
 CASTETER, E. F. 425, 469.  
 Castration, *Erophila*, 339.  
*Hyoscyamus*, 201.  
*Catananche* (Chrom. numb.) 441.  
 Certation in *Datura* 485 sq., 520.  
 — in Cowpea? 507–512.  
 CHEESEMAN 3, 9, 23, 370, 372, 385, 387, 388, 525 sq.  
*Chelidonium* (Chrom. numb.) 407.  
 — *maius* 389–396.  
 — back mutation, 394.  
 — heredity of leaf-form, 389.  
 — var. *laciniatum*, 389.  
 — var. *latipetalum*, 389.  
*Chenopodiaceae* (Chrom. numb.) 405.  
 CHRISTIE, W. a. CHR. WRIEDT, 51, 55, 57, 58, 64, 94, 103, 104, 149.  
 Chromosome numbers 401–512.  
*Cineraria* (Chrom. numb.) 440.  
*Citropsis* (Chrom. numb.) 427.  
*Citrus* (Chrom. numb.) 427–428.  
 CLAUSEN, J. 431, 469–470.  
 CLAUSEN, R. E., a. GOOD-SPEED, 437, 438, 470.  
 — a. M. C. MANN, 437, 438, 470.  
 CLELAND, R. 433, 434, 470.  
*Clematis* (chrom. numb.) 406.  
*Cleome* (Chrom. numb.) 407.  
*Clivia* (Chrom. numb.) 462.  
 CLUSTUS 177, 325.  
 COCKAYNE, L. 5, 23, 370, 375, 384, 388.  
 — on *Muehlenbeckia australis* × *complexa* 518.  
 — on *Ranunculus Buchanani* × *Lyallii*, 514.  
 — a. E. ATKINSON, 1–44.  
*Codonopsis* (Chrom. numb.) 439.  
*Coix* (Chrom. numb.) 447.  
 COLE, L. J. 52, 53, 57, 60, 62, 65, 67, 76, 80, 81, 91, 97, 101, 108, 137, 141, 142, 147, 149, 151.  
 — a. F. J. KELLEY, 55, 62, 63, 68.  
 — a. F. W. KIRKPATRICK, 54, 149.  
 COLLINS, J. L. a. M. C. MANN, 442, 443, 470.  
 Colour factors and patterns in pigeons, 46–154.  
*Compositae* (Chrom. numb.) 439 sq.  
*Coprosma Cunninghamii* 155, 369.  
 — *propinqua* 155, 369.  
 — × *robusta* 155–160, 369.  
 — wild hybrids 155, 369.  
*Coriariaceae* (Chrom. numb.) 429.  
*Corokia Cheesemani* 373.  
 — *Cotoncaster* 373.  
 — *buddleioides* 373.  
 — × *Cotoncaster* 373.  
 CORRENS, C. E. 191, 223, 228, 230, 325, 489, 491.  
 Cowpea, variation with age of mendelian ratio, 507–512.  
 CRANTZ 177, 325.  
*Crassocephalum* (Chrom. numb.) 440.  
*Crataegus* (Chrom. numb.) 410–412.  
*Crepis* (Chrom. numb.) 442 sq.  
*Crinum* (Chrom. numb.) 462.  
*Cruciferae* (Chrom. numb.) 408 sq.  
*Cucurbitaceae* (Chrom. numb.) 438.  
*Culcitium* (Chrom. numb.) 440.  
 CUNEO 54.  
 CUNNINGHAM 371, 525, 528.  
*Cyperaceae* (Chrom. numb.) 456 sq.  
*Cypripedium* (Chrom. numb.) 464.  
*Cyrtanthus* (Chrom. numb.) 462.  
*Cytisus* (Chrom. numb.) 425.  
 DAHLGREN, K. V. O. 389, 391, 396.  
 DARLING, C. A. 429, 470.  
 DARWIN, C. 54, 78, 107, 149.  
 DASTUR, R. W. 405, 470.  
*Datura* (Chrom. numb.) 436 sq.  
 — certation 485–500, 520.  
 — *Bertolinii* 485.  
 — *inermis* 486, 518.  
 — *laevis* 485 sq.  
 — *stramonium* 485.  
 — *inermis* 485 sq.  
 — *Tatula* 485, 518.  
 — *inermis* 485.  
 DAVENPORT, C. B. 246, 325, 436, 437, 460, 470.  
 DAVIS, B. M. 433, 470.  
*Delphinium* (Chrom. numb.) 406.  
 DENHAM, H. J. 429, 430, 470.  
*Dianthus barbatus*, change of dominance, 513–517.  
 DIELS, L. 163, 325, 387, 388.  
 DIGBY, I. 442, 443, 460, 470.  
*Digitalis*, segregation, 552 sq.  
*Dioscorea* (Chrom. numb.) 463.  
*Dioscoreaceae* (Chrom. numb.) 463.  
 DIOSCORIDES 175, 325.  
 DODONAEUS 176, 325.  
*Dolichos* (Chrom. numb.) 427.  
 DONCASTER, L. 54, 59, 141, 142, 147, 149.  
 DORSEY, E. 449, 450, 470.  
 DUNAL, F. 183, 325.  
 DUNSTAN 300, 325.  
 — a. BROWN, 300, 325.  
 EAST, E. M. 436, 450, 470.  
 — a. A. J. MANGERSDORF 351.  
*Eichhornia* (Chrom. numb.) 459.  
 EKSTRAND, H. 438, 471.  
*Elodea* (Chrom. numb.) 444.  
 EMERSON, S. H. 433, 471.  
*Emilia* (Chrom. numb.) 441.  
 EMME, H. 454, 455, 456, 471.  
 ENGLER a. GILG, 471.  
*Entelea* (Chrom. numb.) 429.

- Epilobium* (Chrom. numb.) 432.  
*Erianthus* (Chrom. numb.) 449.  
*Erigeron* (Chrom. numb.) 439.  
 ERITH, A. G. 426, 471.  
 ERNST 460, 471.  
*Erophila* (Chrom. numb.) 341, 410.  
 — Apogamy, 335–344.  
 — castration 339.  
 — *cochleata* 341.  
 — — × *chlorina* 336.  
 — — × *elata* 336.  
 — — × *radians* 336.  
 — *cochleoides* 339–341.  
 — — × *violaceo-petiolata* 343.  
 — *confertifolia* 338, 341, 343.  
 — *stelligera* × *cochleata* 335.  
 — — × *elata* 336.  
 — *stricta* × *elata* 336.  
 — *verna* 335.  
 — *violaceo-petiolata* 338, 341.  
*Feschscholtzia* (Chrom. numb.) 407.  
*Euchlaena* (Chrom. numb.) 445.  
 — × *Zea* (Chrom. numb.) 445.  
 Eugenic (Rev.) 397.  
*Euphorbiaceae* (Chrom. numb.) 428.  
 Evolution in plants (Rev.) 399.  
*Fagopyrum* (Chrom. numb.) 405.  
 FARR, C. H. 406, 471.  
 FARRWELL, O. A. 190, 325.  
 FERRAND, M. 450, 471.  
 FINN, 435, 471.  
 FISK, E. L. 446, 447, 471.  
 FOCKE, W. O. 191, 326.  
*Fortunella* (Chrom. numb.) 428.  
 FRANK, W. J. 405, 447, 471.  
 FRANKFURT 326.  
 FRIEDMANN, H. 394, 396.  
 FROST, H. B. 427, 428, 481.  
 FUCHS, A. a. ZIEGENSPECK, H. 464, 466, 471.  
 FUCHS, L. 176, 326.  
*Fuchsia* (Chrom. numb.) 432 sq.  
 GADAMER, J. 326.  
 GAGER, C. S. 435, 471.  
 GÄSER, L. O. 401–512.  
*Galanthus* (Chrom. numb.) 462.  
*Galeobdolon* (Chrom. numb.) 435.  
*Gallonia* (Chrom. numb.) 460.  
 GARCKE, A. 326.  
*Gasteria* (Chrom. numb.) 459.  
 GATES, R. R. 433, 434, 471 sq.  
 — a. REES, 443.  
*Gentianaceae* (Chrom. numb.) 435.  
*Geum* (Chrom. numb.) 415.  
 GLODE GUYER, R. 195, 326.  
*Glycine Soja* (Chrom. numb.) 427.  
*Godetia* (Chrom. numb.) 432.  
 GOLDSCHMIDT, R. 433, 472, 513.  
 GOODSPEED, T. H. 437, 472.  
 GORIS, H. a. H. DELUARD, 326.  
*Gossypium* (chrom. numb.) 429 sq.  
 GOTOH, K. 450, 472.  
*Graminaceae* (Chrom. numb.) 445–456.  
 GREGORY, 435.  
 GUIGNARD, L. 406, 460, 472.  
*Guttiferae* (Chrom. numb.) 430 sq.  
*Gymnadenia* (Chrom. numb.) 464.  
 — × *Anacamptis* (Chrom. numb.) 464.  
*Gynura* (Chrom. numb.) 440.  
 HAASE-BESSEL, G., 554 sq.  
 HABERLANDT, G. 460, 472.  
*Haemanthus* (Chrom. numb.) 462.  
 HAGEDOORN, A. L. a. A. C. 326.  
 HÄKANSSON, A. 432, 433, 434, 472.  
 HALASCY, DE, 326.  
 HANCE, T. 434, 472.  
 HARLAND, HAIGH a. LOCHRIE, 507–512.  
 HARPER, 51.  
 HARRISON, J. W. H. 404, 472.  
*Haworthia* (Chrom. numb.) 460.  
*Hebe elliptica* 376, 378, 387.  
 — *salicifolia* var. *communis* 377, 378, 387.  
*Hedera* (Chrom. numb.) 434.  
*Hedraeanthus* (Chrom. numb.) 439.  
 HEILBORN, O. 431, 456, 457, 458, 459, 472 sq.  
 HEITZ, E. 405, 406, 473.  
*Heliotropium* (Chrom. numb.) 435.  
*Helminthia* (Chrom. numb.) 441.  
*Hemerocallis* (Chrom. numb.) 459.  
 HERBERT NILSSON 488, 490, 491 sq.  
 HERWERDEN, M. A. van, Eugenic (Rev.) 397.  
 Heterochromosomes 403, 404, 405, 406, 438, 444, (footnotes).  
 HEYL, W. M. a. H. Uittien, 389–396.  
 HIRATA K. 404, 473.  
*Hoheria angustifolia* 371.  
 — — × *sextiylota* 371.  
 — *populnea*, 371.  
 — *sextiylota* 371.  
 HOLMES, E. M. 191, 196, 326.  
 HOLMGREN, J. 444, 473.  
 HONING, J. A. 514.  
 VAN HOENSEN-JONES, S. 55, 75–83, 86–92, 97, 103, 118, 149, 151.  
*Hordeum* (Chrom. numb.) 454 sq.  
*Humulus* (Chrom. numb.) 404.  
 HUS, H. T. 425, 473.  
 HUSKINS, C. 449, 473.  
*Hyacinthus* (Chrom. numb.) 460 sq.  
 — *orientalis*, nuclear globules, 521–526.  
*Hydnora* (Chrom. numb.) 405.  
*Hydnoraceae* (Chrom. numb.) 405.  
*Hydrocharitaceae* (Chrom. numb.) 444.  
*Hydrolea* (Chrom. numb.) 435.  
*Hydrophyllaceae* (Chrom. numb.) 435.  
*Hydrophyllum* (Chrom. numb.) 435.  
*Hyoscyamus agrestis* 179, 180, 181, 185, 189, 215, 266  
 — *albus*, alkaloid-quantity, 202, 317.  
 — *agrestis*, a dwarf? 199.  
 — — a *sinuatus*,  $\beta$  *integrifolia* 182.  
 — *aurus* 174.  
 — *auriculatus* 183.  
 — *bohemicus* 179, 181.  
 — *eminens* 187.  
 — *flavus* 176.  
 — *luteus* DODONÆUS, a *Hyoscyamus*? 176.  
 — *medius* = *niger* × *pallidus* 192, 226.  
 — *muticus* 202, 300.  
 — *niger* 161–328.

- Hyoscyamus niger* (Contd.)  
 — *a. annuus* 185. synonymy 189.  
 — *β biennis* 185. Synonymy 188.  
 — *fa. agrestis*, a dwarf? 199.  
 — alkaloid analysis of annual forms 304.  
 — alkaloid analysis of biannual forms 319.  
 — alkaloid analysis of seed 320.  
 — alkaloid-percentage 300 sq.  
 — annual and biannual forms 196.  
 — bifurcation of stem 219.  
 — calyx-types 280, 284.  
 — calyx-types, correlates to leaf-types, 284.  
 — cultivation 195.  
 — diversity of material 203.  
 — flower-colour a. anthocyan-factors 223.  
 — flower-colour independent from leaf-form 278.  
 — hairiness 216.  
 — homogeneity in alkaloid contents 301.  
 — homogeneity in aspect 210.  
 — homogeneity of leaf-form 236.  
 — leaf characters 236.  
 — leaf characters and flower colour 278.  
 — leaf, statistic measurement 236.  
 — leaf types 262.  
 — leaf types correlation to calyx-types. 284.  
 — *pallidus* 178, 181, 184, 227.  
 — *persicus* 188.  
 — *pictus* 183.  
 — *pusillus* 187.  
 — *reticulatus* 174.  
 — *sypsiensis* 186.  
 — *verruensis* 180-184, 189.  
 — *vulgaris* 188.  
*Hypericum* (Chrom. numb.) 430 sq.  
*Hypoxis* (Chrom. numb.) 463.  
 ILTIS, H. 329-334.  
*Impatiens* (Chrom. numb.) 429.  
*Imperata* (Chrom. numb.) 447.  
*Ischaemum* (Chrom. numb.) 449.  
 ISHIKAWA, M. 427, 438, 440, 441, 443, 444, 445, 473.  
 ITALLIE, L. VAN. 326.  
 JOHANSEN, W. 164, 247, 326, 399 (Rev.).  
 JORDAN, A. 344.  
 JØRGENSEN, C. A. 428, 429, 435, 473.  
 JUEL, H. O. 410, 443, 473.  
 KARPECHENKO, G. D. 408, 409, 425, 426, 427, 473.  
 KEEBLE a. ARMSTRONG, 515 sq.  
 KEMP, H. P. 427, 473.  
 KIESSELBACH, T. A. a. PETERSEN, N. F. 445, 446, 449, 473.  
 KIHARA, H. 405, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 473 sq.  
 KIRK, T. 2, 9, 23, 388.  
 KOCH, C. 326.  
 KOCH, G. P. 198, 326.  
 KOCH, W. D. J. 326.  
 KOJIMA, H. 346, 474.  
 KOOIMAN, 543-556.  
 KUNZE, 326.  
 KUWADA, Y. 445, 447, 449, 474.  
*Labiate* (Chrom. numb.) 435.  
*Lactuca* (Chrom. numb.) 443 sq.  
 LAIBACH, F. 409, 410, 474.  
*Lamium* (Chrom. numb.) 435.  
 LAND, W. J. G. 439, 474.  
 LANGLET, O. T. J. 439, 474.  
*Lapsana* (Chrom. numb.) 441.  
 LAREN, A. J. VAN, 191, 326.  
*Lathyrus* (Chrom. numb.) 426.  
 LATTER, J. 426, 474.  
*Lavatera* (Chrom. numb.) 429.  
 LEDEBOUR, C. F. 326.  
*Leguminosae* (Chrom. numb.) 425 sq.  
*Leptarmos* (Chrom. numb.) 435.  
 LEJEUNE, A. L. S. 326.  
*Leontodon* (Chrom. numb.) 443.  
 LESLEY, M. M. 436, 475.  
 LESLEY, J. W. a. MANN, M. 436, 475.  
*Liatris* (Chrom. numb.) 439.  
 LIEHR, O. 444, 475.  
*Ligularia* (Chrom. numb.) 441.  
*Liliaceae* (Chrom. numb.) 459 sq.  
*Limnanthes* (Chrom. numb.) 429.  
 Linkage 549.  
 LINNAEUS 326, 176, 177.  
 DE LITARDIÈRE, R. 404, 406, 475.  
 LJUNGDAHL, H. 407, 475.  
 LLOYD JONES, O. 52, 60, 62, 77, 133, 149, 151.  
 LONGLEY, A. E. 410 sq, 427, 428, 445, 447, 475.  
 — a. DARROW, 412 sq. 475.  
*Loranthaceae* (Chrom. numb.) 404.  
*Loranthus* (Chrom. numb.) 404.  
 LOTSJ, J. P. 23, 162, 326, 335-344, 388.  
 LUNDEGARDH, H. 460, 475.  
*Lupinus* (Chrom. numb.) 425.  
 LUTMAN, B. F. 436, 475.  
 LUTZ, A. M. 434, 475.  
*Lycinus* (Chrom. numb.) 405, 406.  
*Lycopsis* (Chrom. numb.) 435.  
*Lymantria dispar* 513.  
 MACAVOY, B. 433, 475.  
 MCPHEE, H. C. 404, 476.  
 MALTE, M. 428, 475 sq.  
*Malva* (Chrom. numb.) 429.  
*Malvaceae* (Chrom. numb.) 429.  
*Malvastrum* (Chrom. numb.) 429.  
 MANN, M. 442, 443, 476.  
 MARCHAL, E. 401, 406, 407, 410, 434, 435, 438, 439, 441, 442, 443, 444, 449, 476.  
 MARTIN, J. N. 426, 476.  
 MARTINS MANO, TH. 436, 476.  
*Melandryum* (Chrom. numb.) 405 sq.  
*Melastomataceae* (Chrom. numb.) 431.  
*Melilotus* (Chrom. numb.) 425.  
*Memecylon* (Chrom. numb.) 431.  
 MENDEL, G. J. Autobiography 329-334.  
*Mercurialis* (Chrom. numb.) 428.  
 MERRIMAN, M. L. 460, 476.  
 MERTENS, F. C. a. W. D. J. KOCH, 185, 326.  
 METSELAAR, J. 57, 150.  
 MEURMAN, O. 403, 404, 405, 406, 410, 463, 476.  
 MEYER, J. VON, 412, 476.  
 MIAJI, 441, 443, 444.

- MICHAELIS, P. 432, 476.  
*Miconia* (Chrom. numb.) 431.  
 MITLACHER, W. 190, 195, 326.  
 MIYAKE, K. 460, 476.  
 MOL, W. E. DE, 460, 461, 462, 463, 476 sq., 521-526.  
*Moraceae* (Chrom. numb.) 404.  
 MOGAN, T. H. 53, 63, 149.  
 MOTTIER, D. 406, 477.  
*Mouriria* (Chrom. numb.) 431.  
*Muehlenbeckia australis* 531.  
 — × *complexa* 531.  
 — *complexa* 531.  
*Mulgedrium* (Chrom. numb.) 444.  
 MULLER, C. L. 460, 462, 477.  
 MURBECK, S. 415, 477.  
 MURRAY, J. A. H. 326.  
 Mutation 543-550.  
 — in pigeons 83.  
 — back-, in *Chelidonium*, 394.  
*Myrrhis* (Chrom. numb.) 434.  
 NAKAO, M. 450, 454, 477.  
 NAKATOMI, S. 449, 477.  
*Narcissus* (Chrom. numb.) 462 sq.  
 NAWASCHIN, N. 442, 443, 477.  
 NECKER, N. J. DE 178, 326.  
 NEES VON ESENBECK, G. 185, 326.  
*Nelumbo* (Chrom. numb.) 406.  
 NEMEC, B. 427, 436, 450, 460, 477 sq.  
 NEWCOMB, E. L. 190, 197, 327.  
 — a. M. M. HAYNES 192, 327.  
 NEWTON, W. C. F. 460, 478.  
*Nicotiana* (Chrom. numb.) 437 sq.  
 — *deformis* 514.  
 NIELSEN, N. 430, 431, 478.  
 NIKOLAEWA, A. 449, 450, 451, 452, 478.  
*Nolana* (Chrom. numb.) 436.  
*Nolanaceae* (Chrom. numb.) 436.  
*Nothofagus* 1-44.  
 — *apiculata* 3.  
 — *Blairii* 3, 10.  
 — *cliffortioides* 2, 7, 9, 16.  
 — × *fusca* 9, 13.  
 — × *Solandri* 17.  
*Nothofagus* (Contd.)  
 — *fusca* 2, 7, 9, 11, 16.  
 — × *truncata* 17.  
 — hybrids, polymorphy, 11.  
 — *Menziesii* 2, 7, 10, 17.  
 — *Solandri* 2, 7, 9, 16.  
 — × *truncata* 11.  
 — reversion shoots 19.  
 — *truncata* 2, 7, 9, 16.  
*Nothopanax anomalum* 370.  
 — × *simplex* (wild hybrid) 370.  
 — *parvum* 370.  
 — *simplex* 370.  
 Nuclear globules 521-526.  
 NUTTALL, J. S. W. 54, 63, 80, 96, 101, 142, 149, 151.  
 NYGARD 327.  
*Nymphaeaceae* (Chrom. numb.) 406.  
 OEHM, G. 434, 478.  
*Oenothera* (Chrom. numb.) 433 sq.  
*Oenotheraceae* (Chrom. numb.) 432 sq.  
 OHGA, I. a. Y. SINOTO 445, 478.  
*Oleaceae* (Chrom. numb.) 435.  
 O'NEAL, C. E. 436, 478.  
*Orchidaceae* (Chrom. numb.) 464 sq.  
*Orchis* (Chrom. numb.) 464 sq.  
*Oryza* (Chrom. numb.) 449.  
 OSAWA, U. 428, 478.  
 OSTERWALDER, A. 406, 478.  
 OTHONNA (Chrom. numb.) 441.  
 OVEREYF, C. VAN, 433, 434, 478.  
 OVERTON, E. 406, 478.  
 — J. B. 439, 478.  
*Oxalidaceae* (Chrom. numb.) 427.  
*Oxalis* (Chrom. numb.) 427.  
*Papaver* (Chrom. numb.) 407.  
*Papaveraceae* (Chrom. numb.) 407.  
*Parsonsia albiflora* 512.  
 — *capsularis* 522.  
 — × *heterophylla* 526 sq.  
 — *heterocapsa* 526 sq.  
 — *heterophylla* 518.  
*Paspalum* (Chrom. numb.) 449.  
 PATER, B. 190, 197, 327.  
 PENLAND, C. W. T. 417, 418, 478.  
 PENNELL, F. W. 385, 388.  
*Pentstemon* (Chrom. numb.) 438.  
*Peperomia* (Chrom. numb.) 402.  
*Pertiploca heterophylla* 522.  
 PETER, J. 406, 478.  
 PISEK, A. 404, 478 sq.  
*Phaseolus* (Chrom. numb.) 459.  
*Phytuma* (Chrom. numb.) 439.  
*Picris* (Chrom. numb.) 441.  
 Pigeons, colours and patterns, 46-154.  
 — sex-linkage, 67, 95, 114.  
*Piperaceae* (Chrom. numb.) 403.  
*Pisum* (Chrom. numb.) 427.  
*Piscaria* (Chrom. numb.) 459.  
*Plantaginaceae* (Chrom. numb.) 438.  
*Plantago* (Chrom. numb.) 438.  
*Platanthera* (Chrom. numb.) 464.  
*Platycodon* (Chrom. numb.) 439.  
 PLEYEL, C. 438, 479.  
 PLINIUS 175, 327.  
*Podophyllum* (Chrom. numb.) 406.  
*Polemoniaceae* (Chrom. numb.) 435.  
*Polemonium* (Chrom. numb.) 435.  
*Polygonaceae* (Chrom. numb.) 405.  
*Polygonum* (Chrom. numb.) 405.  
*Poncirus* (Chrom. numb.) 428.  
*Pontederiaceae* (Chrom. numb.) 459.  
*Populus* (Chrom. numb.) 402.  
 POSPICAL, E. 327.  
 PRELL, H. 350, 351.  
*Primula* (Chrom. numb.) 435.  
*Primulaceae* (Chrom. numb.) 435.  
 PUNNETT, R. C. 69, 79, 91, 150.  
 RANSOM, F. 191, 196, 327.  
 — a. H. J. Henderson, 327.  
*Ranunculaceae* (Chrom. numb.) 406.  
*Ranunculus* (Chrom. numb.) 406.  
 — *Buchanani* 534.  
 — × *Lyallii* 534 sq.  
 — × *Scott-Thomsonii* 534.  
 — *Lyallii* 534.  
 — *Matthewsii* 534.  
 — *Scott-Thomsonii* 534.



- RAOUL, 528.  
*Raphanus* (Chrom. numb.) 409.  
 REED, H. S. 460, 479.  
 REICHENBACH, H. G. L. 327.  
 „Reine Linen" and Mutation, 543 sq.  
 RENNER, O. 433, 479.  
*Ribes* (Chrom. numb.) 410.  
 RIEPERT, J. 327.  
 ROEMER, J. J. a. SCHULIES, J. A. 181, 327.  
*Rosa* (Chrom. numb.) 415-425.  
*Rosaceae* (Chrom. numb.) 410-425.  
 ROSEN, F. 337, 344'.  
 ROSENBERG, O. 422, 442, 443, 479.  
 ROTH, A. G. 327.  
 ROTH, F. 405, 479.  
 ROUY, G. 327.  
 ROZE, E. 389, 396.  
*Rubus* (Chrom. numb.) 413-415.  
*Rumex* (Chrom. numb.) 405.  
*Rutaceae* (Chrom. numb.) 427.  
 RUYS, J. D. 401, 431, 479.  
*Saccharum* (Chrom. numb.) 447 sq.  
*Sagittaria* (Chrom. numb.) 444.  
 SAKAMURA, T. 427, 450, 451, 452, 454, 479.  
*Salicaceae* (Chrom. numb.) 403.  
 SALISBURY, R. A. 178, 327.  
*Salix* (Chrom. numb.) 402 sq.  
 SANTOS, J. K. 444, 479.  
 SAX, K. 389, 391, 396, 450, 451, 452, 453, 454, 479.  
*Saxifraga* (Chrom. numb.) 410.  
*Saxifragaceae* (Chrom. numb.) 410.  
 SAXTON, W. T. 425, 480.  
 SCHAFFNER, J. H. 460, 480.  
 SCHIEDT, W., Family book, 400 (Rev.).  
*Scheuchzeriaceae* (Chrom. numb.) 444.  
 SCHMALFUSS a. WERNER, 517.  
 SCHMIDT, F. W. 179, 327.  
 SCHNARD, K. 431, 480.  
 SCHNIEWIND-THIES, J. 460, 480.  
 SCHULTES, J. A. 179, 327.  
 SCHÜRHOFF, P. 405, 406, 410, 480.  
 SCHWARZENBACH, F. 410, 480.  
 SCHWEMMLE, J. 432, 433, 434, 480.  
*Sciaphila* (Chrom. numb.) 445.  
 SCOTT, D. H. Evolution in plants (Rev.) 399.  
*Scrophulariaceae* (Chrom. numb.) 438.  
 SEARS, P. B. 443, 480.  
*Secale* (Chrom. numb.) 450.  
*Senecio* (Chrom. numb.) 440 sq.  
*Severinia* (Chrom. numb.) 428.  
 Sex-linkage in pigeons 67, 95.  
 SHIMOTOMAI, N. 408, 409, 480.  
 SIBTHORP, J. 327.  
 SIEVERS, A. F. 301, 327.  
 SIIM-JENSEN, J. 190, 219, 327.  
*Silene* (Chrom. numb.) 405.  
 SIMPSON, G. see H. H. ALLEN, 375.  
 SIMS, J. 185, 327.  
*Sinapis* (Chrom. numb.) 408.  
 SINOTO, Y. 405, 409, 438, 480.  
 SIRKS, M. J. 150, 345-351, 485 500, 518-524.  
 SKFAT, L. A. 327.  
 SMALL, J. 440, 480.  
 SMALLEY, F. W. see BONHOTE 53 etc.  
 SMITH, J. E. 180, 327.  
*Solanaceae* (Chrom. numb.) 436.  
*Sonchus* (Chrom. numb.) 444.  
 SOROKINE, H. 406, 480.  
 SOWERBY, J. 180, 327.  
*Sparrmannia* (Chrom. numb.) 429.  
*Specularia* (Chrom. numb.) 439.  
*Spinacia* (Chrom. numb.) 405.  
 SPRENGEL, 327.  
 STAPLES-BROWNE, R. 51, 52, 57, 60, 63, 65, 75, 78, 80, 81, 91, 107, 137-142, 145, 147, 149, 151.  
 STENAR, H. 429, 481.  
 STENAR, H. A.: S. SON, 429, 462, 463, 481.  
*Stenophragma* (Chrom. numb.) 410.  
 STEVENS, N. E. 504, 481.  
 STEVENS, W. C. 435, 481.  
 STOLZE, K. V. 449, 450, 451, 452, 454, 456, 481.  
 STOMPS, T. J. 405, 481.  
 STRASBURGER, E. 404, 405, 415, 416, 425, 427, 428, 438, 459, 460, 463, 481 sq.  
 SUGIURA, T. 405, 482.  
 SUSSENGUTH, K. 463, 482.  
 SVENSSON, H. G. 435, 482.  
 SWEET, R. 327.  
 SYKES, M. G. 405, 482.  
*Syringa* (Chrom. numb.) 435.  
 TACKHOLM, G. 415-425, 482.  
 TAHARA, M. 407, 443, 444, 482.  
 TAKAMINE, N. 482.  
 TAMMES, T. 513-517.  
*Tamus* (Chrom. numb.) 463.  
 TANJI, S. 455, 456, 481.  
 TAYLOR, W. R. 405, 407, 429, 442, 443, 444, 459, 460, 462, 482.  
*Taraxacum* (Chrom. numb.) 443.  
 TENORE, M. 183, 327.  
 TERBY, J. 444, 483.  
 THOMÉ, 328.  
 THOMSON, I. S. see H. H. ALLAN, 375.  
 THOMPSON, W. P. 451, 452, 483.  
*Tiliaceae* (Chrom. numb.) 429.  
*Tillandsia* (Chrom. numb.) 459.  
 TISCHLER, G. 401, 438, 483.  
 TIEBBES, 501-506.  
 TOKUGAWA, Y. a. Y. KIWADA. 463, 483.  
 TOURNOIS, J. 404, 483.  
*Trifolium* (Chrom. numb.) 425 sq.  
*Triglochin* (Chrom. numb.) 444.  
*Triphasia* (Chrom. numb.) 428.  
*Tripsacum* (Chrom. numb.) 447.  
*Triticum* (Chrom. numb.) 450 sq.  
 — × *Aegilops* (Chrom. numb.) 454.  
 — × *Secale* (Chrom. numb.) 454.  
*Triuranthra* (Chrom. numb.) 431.  
*Triuridaceae* (Chrom. numb.) 445.  
*Tropaeolaceae* (Chrom. numb.) 427.  
*Tropaeolum* (Chrom. numb.) 427.  
 TSCHIRCH, A. 174, 328.  
*Tulipa* (Chrom. numb.) 460.

- UITTEN, H. see W. M. HEYL 389.  
*Umbelliferae* (Chrom. numb.) 434.  
*Urospermum* (Chrom. numb.) 443.  
*Urtica* (Chrom. numb.) 404.  
*Urticaceae* (Chrom. numb.) 404.  
*Uvularia* (Chrom. numb.) 459.  
*Valeriana* (Chrom. numb.) 438.  
*Valerianaceae* (Chrom. numb.) 438.  
*Vallisneria* (Chrom. numb.) 444.  
 VAVILOV, N. I. 452.  
*Vellozia* (Chrom. numb.) 463.  
*Velloziaceae* (Chrom. numb.) 463.  
*Veltheimia* (Chrom. numb.) 462.  
*Verbascum phoeniceum*, self- and cross-incompatibility, 345-367, 544.  
*Veronica* (Chrom. numb.) 427.  
   — *amabilis* 384.  
   — *syriaca* 544.  
*Vigna* (Chrom. numb.) 427.  
   — see Cowpea.  
*Viola* (Chrom. numb.) 431.  
*Violaceae* (Chrom. numb.) 431.  
*Viscum* (Chrom. numb.) 404.  
 VOKOLEK, H. 435, 483.  
 DE VRIES, H. 192, 228, 328, 344, 389, 392, 396, 433, 434, 483.  
   — a. K. BOEDIJN, 433, 434, 483.  
 VRISENDORP, 501 sq.  
 WALDSTEIN a. KITABEL 328.  
 WALLROTH, K. F. W. 182, 328.  
 WARIN, G. 432, 433, 483.  
 WATKINS, A. E. 450, 451, 452, 483 sq.  
 WART, G. 484.  
 WEBSTER, N. 328.  
 WELLENSIEK, S. J. 427, 484.  
 WESTGATE 450.  
 WHITE, O. E. 437, 484, 537.  
 WIEGAND, K. M. 463, 484.  
 WIEGMANN, 192, 328.  
 WILLDENOW, 178, 328.  
 WILLKOMM, M. 328.  
 WINGE, O. 341, 344, 404, 405, 406, 407, 408, 410, 415, 426, 427, 428, 431, 432, 435, 436, 438, 444, 451, 452, 484.  
 WINKLER, H. 436, 484.  
 WOHLFAHRT, R. 328.  
 YAMAHA, G. a. Y. SINOTO, 427, 484.  
 YAMPOLSKY, C. 428, 484.  
 YASUI, K. 407, 484.  
 YOUNG, W. J. 436, 484.  
*Yucca* (Chrom. numb.) 462.  
*Zea* (Chrom. numb.) 445 sq.  
   — × *Euchlaena* (Chrom. numb.) 447.  
 ZHUKOVSKII, P. M. 451, 484.  
 ZORNIG, H. 174, 328.



**I. A. R. I. 75.**

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH  
INSTITUTE LIBRARY  
NEW DELHI.

[illegible]